POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT ZOOLOGICZNY

ANNALES ZOOLOGICI

Tom XXIX Warszawa, 15 XII 1971 Nr 2

Henryk SZELEGIEWICZ

Cechy autapomorficzne w budowie skrzydeł *Sternorrhyncha* (*Hemiptera*) i ich znaczenie dla oceny paleozoicznych przedstawicieli tej grupy pluskwiaków

[Ze 103 rysunkami w tekście]

I. WSTĘP

Pluskwiaki (*Hemiptera*) stanowią interesującą grupę owadów, która ze względu na duże zróżnicowanie, stosunkowo bogate materiały kopalne i różnorodność dróg ewolucji jest niezwykle wdzięcznym obiektem dociekań filogenetycznych. Mimo bogatej i bardzo kontrowersyjnej literatury poświęconej filogenezie całości pluskwiaków względnie pewnych ich grup, w polskim piśmiennictwie problematyka ta została jedynie zasygnalizowana w pracy KLIMASZEWSKIEGO (1964). Dlatego też uważam za wskazane omówić we wstępnym rozdziale współczesne poglądy na stosunki pokrewieństwa w obrębie pluskwiaków ze szczególnym uwzględnieniem grupy *Sternorrhyncha*. Z omówienia tego wynika wyraźnie, że różni autorzy reprezentują skrajne i prawie wzajemnie wykluczające się opinie w kwestii systematyki i filogenezy tej grupy owadów. Przyczyna tych rozbieżności leży, moim zdaniem, przede wszystkim w subiektywnej ocenie cech morfologicznych, w fakcie, że poszczególni autorzy wykazując podobieństwa między różnymi grupami pluskwiaków nie starali się wyjaśnić ich charakteru. Właśnie braki metodologiczne zadecydowały w dużej mierze o niepowodzeniach dotychczasowych badań, a różnice w metodach lub zgoła brak sprecyzowanych metod — o dużej rozbieżności wyników.

Jest więc rzeczą konieczną znalezienie takiej metody badań filogenetycznych, która — wynikając z dobrze umotywowanych przesłanek teoretycznych —

byłaby w stanie wyjaśnić dotychczasowe kontrowersje w odniesieniu do filogenezy pluskwiaków. Metody takiej dostarcza, w głębokim przekonaniu autora, tzw. systematyka filogenetyczna, której teoretyczne podstawy rozwinął i uzasadnił HENNIG (1950, 1966)[1]. Praca niniejsza jest właśnie próbą zastosowania hennigowskiej metodyki filogenetycznej do analizy jednej z głównych i najbardziej kontrowersyjnych grup pluskwiaków. Stawia ona sobie skromne i ograniczone cele, koncentrując się tylko na jednym aspekcie, a mianowicie na budowie skrzydeł *Sternorrhyncha* ze szczególnym uwzględnieniem użyłkowania, kierunków i tempa jego ewolucji u poszczególnych grup niższego rzędu. Temat ten był w dotychczasowych badaniach bardzo zaniedbany co wywarło wyraźnie ujemny wpływ na wyniki badań nad pluskwiakami kopalnymi, znanymi prawie wyłącznie z odcisków skrzydeł. Autor postawił sobie następujące zadania:

1. Zbadanie czy w budowie i użyłkowaniu skrzydeł współczesnych przedstawicieli *Sternorrhyncha* występują podobieństwa o charakterze synapomorfizmów, które mogłyby posłużyć jako jeden z dowodów dla uzasadnienia podziału *Sternorrhyncha* na monofiletyczne grupy niższego rzędu;
2. Zbadanie czy w budowie i użyłkowaniu skrzydeł *Sternorrhyncha* występują cechy autapomorficzne, charakteryzujące wyłącznie określone ich grupy i wykazujące jednocześnie charakter cech konstytutywnych;
3. Zbadanie czy na podstawie znalezionych u współczesnych przedstawicieli *Sternorrhyncha* cech synapomorficznych i autapomorficznych możliwa jest rewizja paleozoicznych przedstawicieli tej grupy pluskwiaków.

Ponieważ systematyka filogenetyczna, a zwłaszcza jej swoista terminologia nie są u nas zbyt powszechnie znane, uważam za celowe krótkie omówienie najniezbędniejszych pojęć i terminów.

Jednym z podstawowych założeń systematyki filogenetycznej jest tzw. reguła dewiacji. Głosi ona, że przy rozszczepieniu się gatunku macierzystego na dwa potomne jeden z nich ulega znaczniejszej dewiacji (odchyleniu) od cech gatunku macierzystego niż drugi. Cechy lub formy bardziej zbliżone do wyjściowej (macierzystej) nazywa HENNIG plezjomorficznymi, natomiast cechy lub formy bardziej zmienione (odchylone) od wyjściowej — apomorficznymi.

Cecha zmieniona (odchylona), która występuje u dwu gatunków lub grup mogła zostać odziedziczona po wspólnym przodku i wtedy nosi nazwę cechy synapomorficznej, bądź też uzyskana przez każdy gatunek lub grupę niezależnie od siebie i wtedy mówimy o konwergencji (najczęściej w sensie paralelizmu). Alternatywą cechy zmienionej, apomorficznej, jest cecha plezjomorficzna. Występowanie u dwu gatunków lub grup tej samej cechy plezjomorficznej nazywamy synplezjomorfizmem. Cecha, która u dwu gatun-

[1] Dla uniknięcia ewentualnych nieporozumień pragnę wyraźnie podkreślić, że mam ua myśli jedynie metodologiczny aspekt tzw. systematyki filogenetycznej, a nie całokształt poglądów Henniga czy też jego epigonów.

ków lub grup wykształcona jest „podobnie" oznaczać więc może synplezjomorfizm, synapomorfizm lub konwergencję.

Synplezjomorfizm występuje wtedy jeżeli u dwu „odchylonych" gatunków lub w dwóch „odchylonych" grupach występuje ta sama cecha lub cechy ich dalszego wspólnego przodka, np. podobnie wykształcone mięśnie tułowia u pluskwiaków i prostoskrzydłych. Występowanie tego rodzaju podobieństw w dwóch grupach nie dowodzi ich bezpośredniego pokrewieństwa. Synapomorfizm występuje wtedy jeżeli u dwu zmienionych gatunków lub w dwóch zmienionych grupach występuje cecha lub cechy apomorficzne ich bezpośredniego przodka, np. pompka nasienia u koliszków i mączlików. Takie podobieństwa stanowią dowód bezpośredniego pokrewieństwa obu gatunków lub grup. Konwergencją nazywamy natomiast przypadki występowania u dwu gatunków lub grup cech apomorficznych nie występujących ani u ich bezpośredniego, ani u dalszego przodka, np. występowanie 1-członowych stóp u samic czerwców i niektórych mszyc.

Widzimy więc, że metodyka badań filogenetycznych Henniga wyraźnie ustala charakter zaobserwowanych podobieństw i tylko jeden ich rodzaj, a mianowicie synapomorfizm, uznaje za dowód bezpośredniego pokrewieństwa dwu gatunków lub grup. Zastosowana zaś przez Henniga terminologia pozwala na odrzucenie stosowanych dotąd w systematyce mało precyzyjnych i wieloznacznych określeń, takich jak „podobieństwo", cecha prymitywna, cecha wtórna itp.

Podobne znaczenie, jakie dla badań nad bezpośrednim pokrewieństwem dwu grup systematycznych ma pojęcie synapomorfizmu, dla udowodnienia monofiletycznego pochodzenia danej grupy ma pojęcie autapomorfizmu. Terminem tym określamy występowanie w danej grupie tylko i wyłącznie ją charakteryzujących cech apomorficznych nie spotykanych w innych pokrewnych grupach.

Wychodząc z reguły dewiacji Hennig wprowadził do systematyki pojęcie tzw. grup siostrzanych (Schwestergruppen) i tzw. stosunku grup siostrzanych, krótko — stosunku siostrzanego (Schwestergruppenverhältnis). Ustalenie charakteru obserwowanych podobieństw możliwe jest jedynie na drodze porównania ze sobą hipotetycznych grup siostrzanych. Przez grupy takie rozumieć należy dwie najbliżej ze sobą spokrewnione grupy, co do których przyjąć możemy z dużą dozą prawdopodobieństwa, że wywodzą się one od wspólnego przodka (tzn. że początek obu grupom dał jeden i ten sam gatunek). O tym, że między dwiema grupami zachodzi stosunek siostrzany rozstrzygamy w praktyce na podstawie występujących u nich syn- i autapomorfizmów. Na podstawie występujących w obu grupach synapomorfizmów udowadniamy, że grupy te tworzą jednorodną (monofiletyczną) całość. Natomiast dowodem tego, że między nimi zachodzi stosunek siostrzany, a każda z nich tworzy odrębną, jednorodną jednostkę systematyczną niższego rzędu, są występujące w każdej z nich i ją tylko charakteryzujące autapomorfizmy.

Pojęcie grup siostrzanych ma duże znaczenie w badaniach nad formami kopalnymi, a wykrycie w danej epoce przedstawiciela jednej grupy siostrzanej, jest pośrednim dowodem, że w okresie tym występowali już z całą pewnością także i przedstawiciele drugiej grupy. Grupy siostrzane tworzą np. czerwce i mszyce. Wykrycie w triasie obecności mszyc (*Triassoaphis cubitus* Evans) jest więc pośrednim dowodem istnienia w tym samym czasie także i czerwców (p. str. 8).

Hennig wprowadza do systematyki także konsekwentnie rozróżnienie między cechami diagnostycznymi a cechami konstytutywnymi. Nierozróżnianie obu tych pojęć było w przeszłości powodem wielu pomyłek i kontrowersji.

II. WSPÓŁCZESNE POGLĄDY NA FILOGENEZĘ *HEMIPTERA*

1. Stosunki pokrewieństwa w obrębie pluskwiaków

Pluskwiaki (*Hemiptera*) charakteryzują się stosunkowo dużą liczbą cech autapomorficznych. Monofiletyczne pochodzenie tej grupy owadów jest więc dość dobrze uzasadnione (Hennig 1969: 226) i jak dotąd nie było kwestionowane. Problemem spornym, wywołującym nadal poważne kontrowersje, jest natomiast podział pluskwiaków na monofiletyczne grupy niższego rzędu i zachodzące między nimi stosunki wzajemnego pokrewieństwa.

Szerokie zastosowanie w praktyce taksonomicznej znajduje podział pluskwiaków (*Hemiptera*) na pluskwiaki równoskrzydłe (*Homoptera*) i pluskwiaki różnoskrzydłe (*Heteroptera*), wywodzący się jeszcze z początków XIX wieku. Monofiletyczne pochodzenie *Heteroptera* zostało udowodnione w sposób dostateczny na podstawie dużej liczby charakteryzujących je autapomorfizmów (Hennig 1969: 231). Monofiletyczne pochodzenie *Homoptera* bywa natomiast ostatnio podważane właśnie z pozycji systematyki filogenetycznej. W tym sensie wypowiedział się ostatnio m. in. Schlee (1969b), argumentując w bardzo przekonujący sposób, że *Coleorrhyncha* nie mogą być zaliczane do *Homoptera* lecz stanowią grupę zbliżoną do *Heteroptera* i wraz z nią tworzą monofiletyczną grupę, dla której Schlee proponuje nazwę *Heteropteroidea*. Ale nawet monofiletyczność zubożonej o *Coleorrhyncha* grupy *Homoptera* budzi nadal zastrzeżenia. I tak np. zdaniem Henniga (1969: 227) wszystkie cechy diagnostyczne odróżniające *Homoptera* od *Heteroptera* mają charakter cech plezjomorficznych, a więc takich jakich należy oczekiwać także u wspólnych przodków obu tych grup, czyli w tzw. grupie rodowej *Hemiptera*. Jak dotąd nie udało się wykazać istnienia u *Homoptera* ani jednej cechy autapomorficznej, która jedynie mogłaby przemawiać na korzyść hipotezy o ich monofiletycznym pochodzeniu. Dlatego też Hennig wyróżnia trzy równorzędne grupy pluskwiaków, których monofiletyczne pochodzenie wydaje mu się dostatecznie uargumentowane (*Heteropteroidea*, *Auchenorrhyncha* i *Sternorrhyncha*), nie wypowiadając się na temat zachodzących między nimi stosunków pokrewieństwa.

W zasadzie istnieją tylko dwie możliwości wzajemnych powiązań filogenetycznych: albo *Sternorrhyncha* i *Auchenorrhyncha* są ze sobą bliżej spokrewnione niż każda z tych grup z *Heteropteroidea* i wtedy wyróżnianie *Homoptera* jako grupy równorzędnej (w sensie grup siostrzanych) *Heteropteroidea* jest uzasadnione, albo też *Heteropteroidea* i *Auchenorrhyncha* tworzą łącznie grupę równorzędną *Sternorrhyncha*. Trzecia możliwość teoretyczna (*Sternorrhyncha* i *Heteropteroidea* stanowią grupę równorzędną do *Auchenorrhyncha*) nie wchodzi w grę, gdyż nie da się ona w żaden racjonalny sposób udowodnić. Wprost przeciwnie, już obecnie istnieją przesłanki wykluczające taką możliwość. Mimo pozornej prostoty tego problemu jest on w chwili obecnej trudny do rozstrzygnięcia. Być może są już nawet w piśmiennictwie dane jednostkowe umożliwiające rozstrzygnięcie problemu ale odnalezienie ich a szczególnie zrozumienie ich znaczenia, przerasta chyba obecnie możliwości hemipterologów. Pluskwiaki obejmują około 60000 gatunków i znakomita większość hemipterologów zajmuje się najwyżej jedną z ich głównych grup, co nie sprzyja zainteresowaniem problemami filogenezy na szczeblu całej grupy *Hemiptera*. Także i nieliczna grupa hemipterologów i paleoentomologów interesujących się problematyką filogenezy *Hemiptera* nie obejmuje w zasadzie całości tej różnorodnej grupy owadów, co wyraźnie daje się odczuć w ich pracach.

Jedno z pilnych zadań hemipterologii polega więc na opracowaniu dokładnych i wszechstronnych analiz stosunków pokrewieństwa w obrębie monofiletycznych grup pluskwiaków niższego rzędu co umożliwi w przyszłości analizę filogenetyczną całości *Hemiptera*. Przykładem takiej wszechstronnej analizy mniejszych grup pluskwiaków są wzorowe opracowania poszczególnych rodzin czerwców (m. in. Theron 1958, Ghauri 1962, Giliomee 1967).

2. *Sternorrhyncha* — jednorodność i wewnętrzne stosunki pokrewieństwa

Z dwu wielkich grup *Homoptera* monofiletyczność *Sternorrhyncha* wydaje się być lepiej udokumentowana niż monofiletyczność *Auchenorrhyncha*. Ostatnio Hennig (1969: 234) podał wyczerpujące zestawienie cech autapomorficznych tej pierwszej grupy, zaliczając do nich: przesunięcie się nasady ssawki pomiędzy lub za przednią parę bioder, redukcję członów stóp, brak śródtułowiowego trochantynu, redukcję części klawalnej skrzydła, zlanie się żyłki subkostalnej z radialną, zlanie się nasadowych odcinków żyłek: radialnej, medialnej i kubitalnej oraz występowanie przerywacza chorionu w kształcie piły.

Jedna z przytoczonych przez Henniga ważniejszych cech (przerywacz chorionu) wymaga jeszcze potwierdzenia na większym materiale porównawczym, natomiast przytoczone przez niego cechy użyłkowania skrzydeł nie są wspólne wszystkim *Sternorrhyncha* (p. str. 14, 30) i moim zdaniem nie mogą być uwzględniane dla uzasadnienia monofiletycznego pochodzenia tej grupy. Istnieją także przesłanki skłaniające mnie do przypuszczenia, że redukcja stopy nastąpiła w poszczególnych grupach *Sternorrhyncha* niezależnie od siebie (p.

str. 46, 47), w związku z czym również i ta cecha nie ma wartości jako dowód jednorodności *Sternorrhyncha*. Jednakże pozostałe cechy mają wystarczająco dostateczną wagę aby uznać hipotezę o monofiletycznym pochodzeniu *Sternorrhyncha* za udowodnioną.

Jednak nie wszyscy hemipterolodzy podzielają pogląd o jednorodności *Sternorrhyncha*. Wielu z nich (np. Singh-Pruti 1925, Muir 1930, Spooner 1938, Heslop-Harrison 1951–1958) neguje nawet dość zdecydowanie jej monofiletyczność. Argumenty tych autorów są jednak mało przekonujące. Każdy z nich uwzględnił w swoich rozważaniach inne pojedyncze, oderwane cechy (budowę głowy, budowę sklerytów tułowia albo budowę aparatu kopulacyjnego samców itp.) zamiast całego zespołu możliwie nie skorelowanych cech. Część tych prac wykazuje istotne niedostatki metodologiczne, jak np. brak rozróżnienia między cechami diagnostycznymi a konstytutywnymi oraz między synplezjomorfizmem a synapomorfizmem. Decydujące znaczenie odegrał tutaj chyba także i fakt niedostatecznej znajomości morfologii porównawczej pluskwiaków. Ilustruje to najlepiej przykład Heslop-Harrisona (1951, 1952), który neguje monofiletyczność zarówno *Auchenorrhyncha*, jak i *Sternorrhyncha*. Dzieli on *Homoptera* na dwie „monofiletyczne" grupy, z których jedna obejmuje „*Cicadomorpha* + *Psyllidomorpha* + *Jassidomorpha*" i charakteryzuje się posiadaniem komory filtracyjnej w przewodzie pokarmowym, a druga zaś — „*Fulgoromorpha* + *Aphidomorpha*", bez takiego narządu. Pogląd swój Heslop-Harrison motywuje przede wszystkim tym, że jego zdaniem niemożliwością jest aby narząd tak wyspecjalizowany jak komora filtracyjna powstać mógł kilka razy niezależnie od siebie. Gdyby Heslop-Harrison nie czerpał swych wiadomości o morfologii mszyc wyłącznie z archaicznego opracowania Bucktona (1876–1883), wiedziałby, że komora filtracyjna występuje także i u mszyc (fakt podany przez Mordwiłkę w roku 1895) i to wyłącznie u niektórych filogenetycznie „młodych" grup. Świadczy to niewątpliwie o tym, że mszyce uzyskały ten skomplikowany narząd niezależnie od innych pluskwiaków. Holman (wiadomość ustna), który analizował budowę komory filtracyjnej mszyc, jest zdania, że powstała ona nawet u różnych grup mszyc niezależnie od siebie.

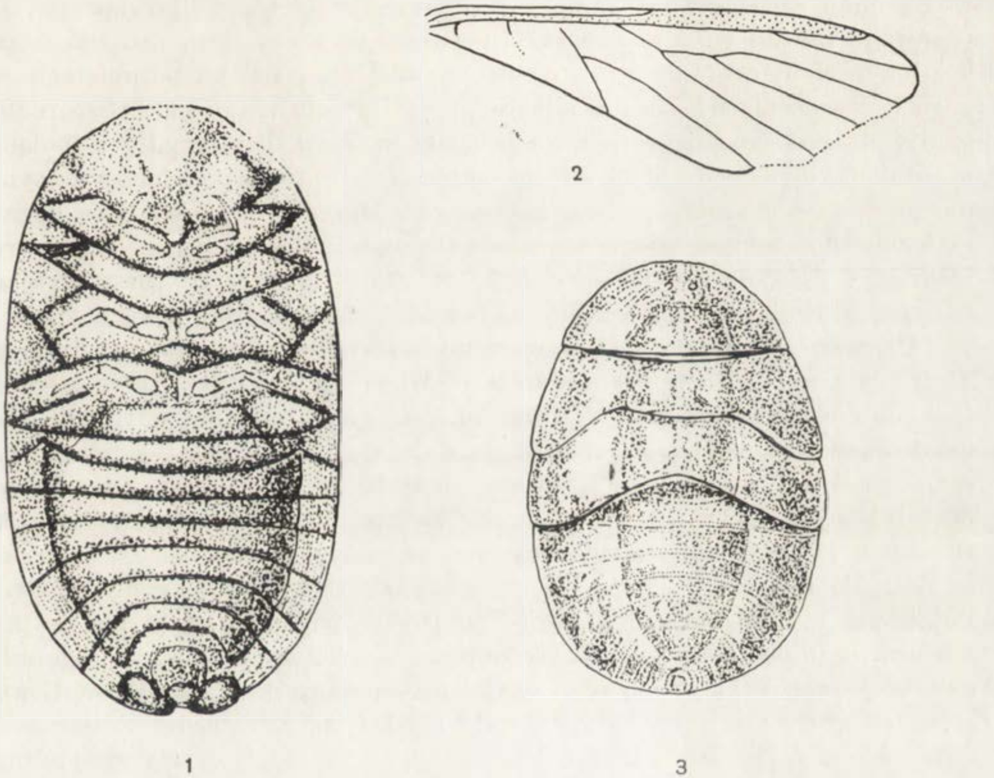
Inni autorzy, negujący monofiletyczne pochodzenie *Sternorrhyncha*, mylą po prostu dwa różne problemy: mniej istotny problem rangi systematycznej poszczególnych grup *Sternorrhyncha*[1] i problem zasadniczy jakim jest jednorodność całej grupy i liczba grup siostrzanych w jej obrębie. Świadczy o tym

---

[1] Poszczególnym grupom *Sternorrhyncha* nadaje się ostatnio coraz częściej rangę podrzędu (subordo), co stoi w rażącej sprzeczności z zasadą hierarchiczności systemu. Stąd usiłowania niektórych taksonomów zmierzające do wyeliminowania taksonów rangi pośredniej przez odmawianie im atrybutu jednorodności. Są to jednak próby „porządkowania" systemu skazane z góry na niepowodzenie. Poszczególnym grupom *Sternorrhyncha* (takim jak koliszki, mączliki mszyce i czerwce) przypaść może najwyżej ranga systematyczna zespołu (infraordo), a przy rygorystycznym przestrzeganiu hierarchii — nawet tylko kohorty (cohors).

najdobitniej sprzeczność jaka zachodzi między ich wypowiedziami, a ich graficznie przedstawionymi drzewami rodowymi *Homoptera*. Sprzeczność ta każe mi żywić obawę, że autorzy ci zdają się nie rozumieć wymowy rysowanych przez siebie drzew rodowych.

Istnieje powszechna zgodność co do podziału *Sternorrhyncha* na jednorodne grupy najniższego rzędu. Za takie uważane są powszechnie koliszki



Rys. 1–3. Kopalne *Sternorrhyncha*: 1 — *Mesococcus asiaticus* B.-M. (? *Coccodea*) z górnego triasu Kirgizji (wg Bekker-Migdisovej); 2 — Przednie skrzydło *Triassoaphis cubitus* Evans (*Aphidodea*) z górnego triasu Australii (wg Evansa); 3 — *Permaleurodes rotundatus* B.-M. (? *Aleyrododea*) z górnego permu Zagłębia Kuźnieckiego (wg Bekker-Migdisovej).

(*Psyllodea*), mączliki (*Aleyrododea*), mszyce (*Aphidodea*) i czerwce (*Coccodea*)[2]. Natomiast stosunki wzajemnego pokrewieństwa między nimi są nadal dyskutowane i w literaturze znaleźć możemy wszystkie możliwe kombinacje wza-

[2] Dla grup tych spotykamy w literaturze często nazwy: *Psyllina*, *Aleyrodina*, *Aphidina* *Coccina*. Końcówka „*—ina*" stosowana jest jednak w systematyce dla grup szczebla rodowego (subtribus) i dlatego używam nazw wprowadzonych przez Mordwiłkę (1914), które nie są obarczone innymi znaczeniami i zachowują tak bardzo pożądaną jednoznaczność.

jemnych powiązań, których wyczerpujący przegląd znaleźć można w pracy SCHLEE'A (1969a). Zważywszy fakt, że poszczególne grupy *Sternorrhyncha* rozwijały się od blisko 250 milionów lat niezależnie od siebie i w różnych kierunkach, łatwo zrozumieć, że trudno znaleźć dowody, które przemawiałyby bezspornie na korzyść takich, a nie innych wzajemnych powiązań.

Większość tych grup występowała w triasie, a początek ich dywergencji miał miejsce chyba już w dolnym permie. Rozwój niektórych z nich poszedł w kierunku ścisłego powiązania z roślinami żywicielskimi, powiązania, które porównać można jedynie z pasożytnictwem płazińców (np. przemiana pokoleń i żywicieli, neotenia itp.), co doprowadziło do daleko posuniętego wtórnego uproszczenia ich organizacji (redukcja i utrata skrzydeł, dalsza redukcja stopy, daleko posunięta tegmizacja ciała u morf bezskrzydłych połączona z redukcją segmentów itp.) i tym samym do zatarcia podobieństw (synapomorfizmów) o charakterze filogenetycznym. Mimo stosunkowo dość bogatych materiałów kopalnych *Sternorrhyncha* z dolnego i górnego permu oraz z triasu, również i paleoentomologia nie była w stanie dostarczyć rozstrzygających danych, głównie ze względu na niepewność zaszeregowania tych form.

Pierwsze wiadomości o występowaniu czerwców (*Coccodea*) mamy dopiero z górnego triasu (*Mesococcus asiaticus* B.-M. — rys. 1). Mimo, że wiarygodność tych danych nasuwa duże wątpliwości, istnienie czerwców w triasie udokumentowane jest pośrednio przez znalezienie w górnym triasie skrzydła *Triassoaphis cubitus* EVANS (rys. 2), którego przynależność do mszyc, a więc grupy pozostającej z czerwcami w stosunku siostrzanym, jest — mimo zastrzeżeń HENNIGA (1969: 343) — całkowicie pewna, gdyż wbrew sugestii HENNIGA ze skrzydła tej formy nie można wyprowadzić skrzydeł czerwców (p. str. 27). Pojawienie się czerwców miało więc miejsce co najmniej na przełomie permu i triasu, a prawdopodobnie (p. str. 60) już w górnym permie. Jak dotąd nie umiano jednak wskazać ich bezpośrednich górnopermskich przodków. U współczesnych czerwców skrzydła zachowały się jedynie u samców. Z bardzo zredukowanego użyłkowania skrzydeł przednich (tylne uległy drastycznej redukcji) trudno wysnuć wnioski odnośnie do kierunku ewolucji użyłkowania w tej grupie owadów, a tym samym odnaleźć wśród permskich *Sternorrhyncha* (znanych prawie wyłącznie z odcisków skrzydeł) te formy, które wykazywałyby co najmniej zaczątki podobnych tendencji rozwojowych. Dlatego też zbliżanie czerwców do permskiej rodziny *Protopsylliidae*, jak czyni to BECKER-MIGDISOVA (1962: 199) jest spekulacją pozbawioną podstaw. Tym bardziej, że pewne cechy użyłkowania tej permskiej rodziny (p. str. 52, 53) wykluczają czerwce jako ewentualną grupę potomną tych form.

Podobnie jest i w przypadku mączlików (*Aleyrododea*). Przynależność *Permaleurodes rotundatus* B.-M. (rys. 3) z górnego permu do mączlików budzi uzasadnione wątpliwości (obecność przyoczek i zawiązków skrzydeł u puparium!). Przyjmując jednak nawet zasadność takiego zaszeregowania tej górnopermskiej formy to i tak nie dostarcza nam ona żadnych istotnych danych

poza dowodem występowania tej grupy w permie. Mamy tutaj bowiem do czynienia z tzw. puparium, które nie jest w stanie wnieść niczego do interesującej nas kwestii poznania formy imaginalnej przodków mączlików.

Po to aby można było wyciągnąć z danych paleontologicznych jak najdalej idące a zarazem pewne wnioski, nieodzowne jest nie budzące wątpliwości zaszeregowanie form kopalnych do monofiletycznych grup możliwie najniższego rzędu. W tym celu konieczne jest jednak znalezienie w budowie skrzydeł poszczególnych grup *Sternorrhyncha* cech autapomorficznych, to jest takich, które charakteryzowałyby wyłącznie i jednoznacznie tylko daną grupę, co jest jednym z zasadniczych celów niniejszej pracy.

III. BUDOWA SKRZYDEŁ ORAZ KIERUNKI I TEMPO EWOLUCJI ICH UŻYŁKOWANIA U *STERNORRHYNCHA*

Budowie skrzydeł poszczególnych grup *Sternorrhyncha* poświęcono dotąd niewiele uwagi. Daleko posunięta redukcja użyłkowania i jego pozornie nie ukierunkowana zmienność, wytworzyły u systematyków przekonanie o małej wartości tych cech w systematyce. Jedynie u koliszków (*Psyllodea*) cechy skrzydła, zwłaszcza przedniej pary, znalazły zastosowanie w diagnostyce szczebla gatunkowego, a nawet rodzinowego. Dlatego też nawet homologia żyłek nie doczekała się (wyjąwszy wspomniane już koliszki) jednoznacznej interpretacji. Przyczyniły się do tego w dużej mierze rozbieżne wyniki nielicznych opracowań skrzydeł całości tej grupy w aspekcie porównawczym (Patch 1909, Börner 1910). Jedyną znaną mi próbą wykorzystania cech skrzydeł *Sternorrhyncha* dla celów badań filogenetycznych jest praca Schlee'a (1969c) omawiająca morfologię skrzydła przedniego u *Sphaeraspis priaskaensis* Jakubski (*Coccodea*: *Margarodidae*). W tej sytuacji łatwo zrozumieć niepewność zaszeregowania form kopalnych, znanych prawie wyłącznie z odcisków skrzydeł oraz sprzeczność interpretacji niektórych paleoentomologów.

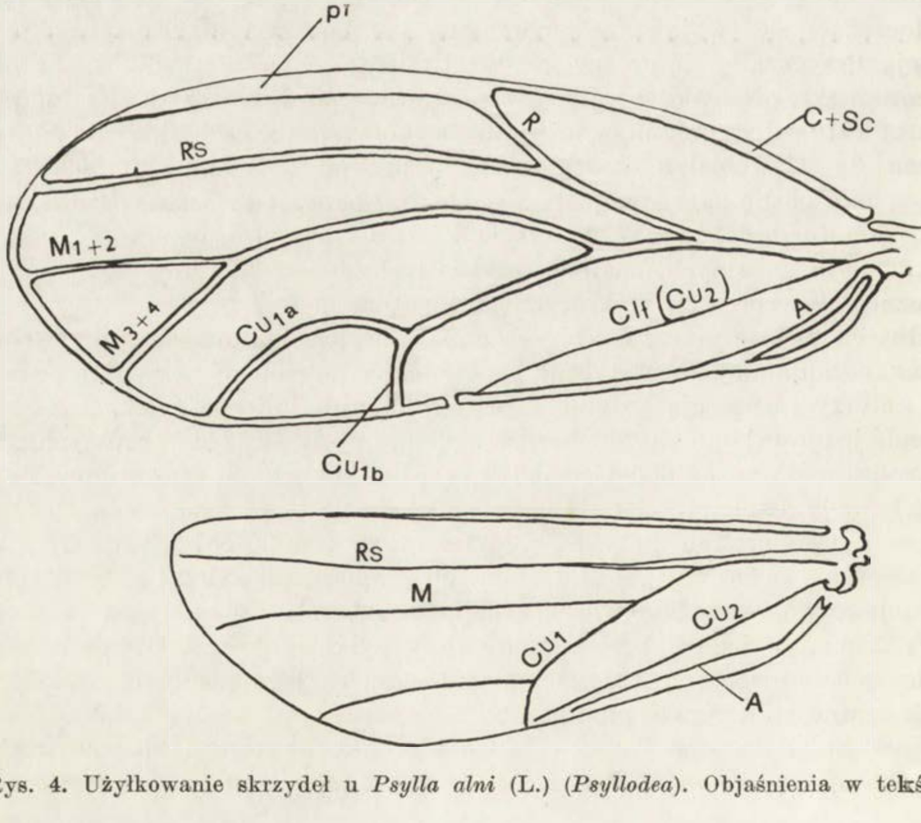
Dotychczasowe prace, w których omawiana jest budowa skrzydeł *Sternorrhyncha*, cechuje niejako statyczne podejście do morfologii skrzydła: poszczególni autorzy rozpatrują jedynie kształt, proporcje i liczbę żyłek, a więc cechy bądź jednostajne, bądź też bardzo zmienne w obrębie poszczególnych grup. Tego rodzaju statyczne podejście dziwi tym bardziej, że od czasu pracy Patch (1909) istnieją realne przesłanki innego podejścia do tego zagadnienia. Pierwszy krok w tym kierunku uczynił Klimaszewski (1964: 88) stwierdzając, że „... należy nie sugerować się kształtem lub proporcjami żyłek lecz wyodrębnić tendencje rozwojowe w budowie skrzydeł, charakterystyczne dla poszczególnych grup". Mimo, że jego dalsze wywody (losy żyłki subkostalnej) nie znalazły w pełni potwierdzenia w świetle moich badań, to jego podejście okazało się jednak trafne i niezwykle płodne.

Nawiązując do prac Patch (1909) i Klimaszewskiego (1964) dokonałem szczegółowej analizy użyłkowania, a zwłaszcza przebiegu trachei w skrzydle

i zaczątkach skrzydeł współczesnych przedstawicieli *Sternorrhyncha*. Do analizy tej wykorzystałem zarówno własne materiały (głównie mszyc i mączlików), posługując się metodą opisaną przez Patch (1909: 103–104), jak również liczne dane z literatury. Analiza ta wykazała istnienie dwóch głównych tendencji rozwojowych w ewolucji skrzydeł u *Sternorrhyncha*, a także występowanie autapomorfizmów charakteryzujących poszczególne ich podgrupy. Szczególnie cennych informacji o kierunkach i tempie ewolucji skrzydeł u poszczególnych podgrup dostarczyło porównanie przebiegu trachei w skrzydłach i w zawiązkach skrzydeł. Okazało się bowiem, że użyłkowanie skrzydeł, przebieg trachei w skrzydle i w zawiązkach skrzydeł – rozpatrywać można jako trzy różne etapy tego samego procesu ewolucyjnego w różnym stanie zaawansowania.

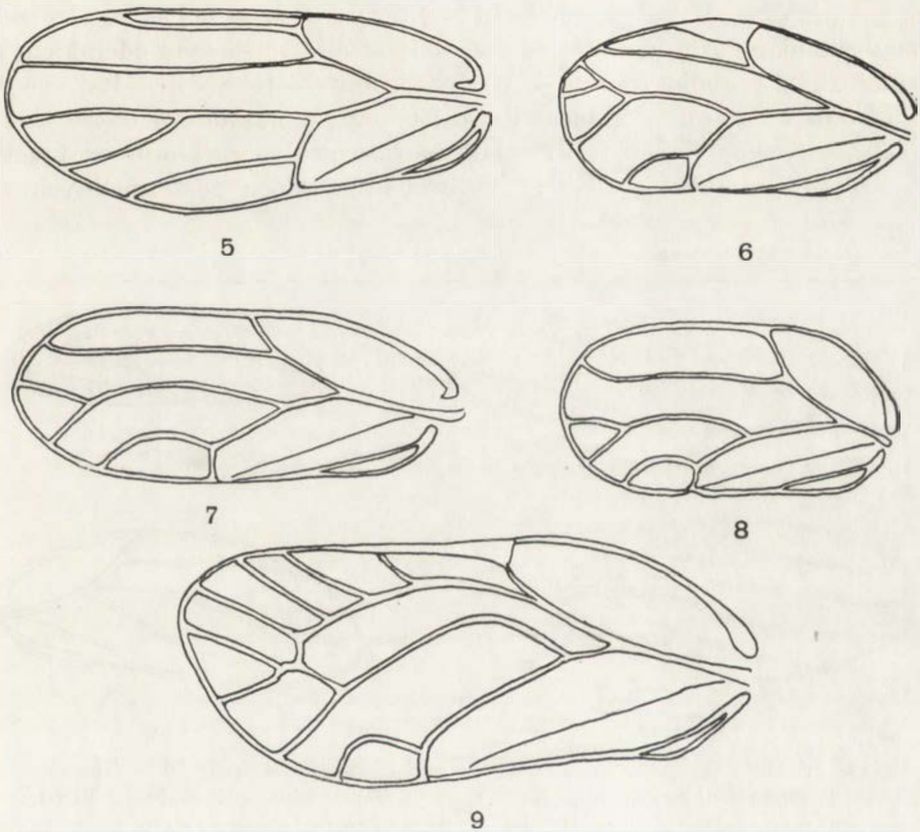
1. Morfologia skrzydeł u koliszków

Dzięki pracom wielu autorów (Vondraček 1957, Heslop-Harrison 1958, Klimaszewski 1964) układ systematyczny koliszków (*Psyllodea*) zbliża się coraz bardziej do układu naturalnego. Pomijając pewne niekonsekwencje (np. wyodrębnianie „rodzin” *Liviidae* i *Spondyliaspidae*) oddaje on w zasadzie w spo-



Rys. 4. Użyłkowanie skrzydeł u *Psylla alni* (L.) (*Psyllodea*). Objaśnienia w tekście.

sób właściwy stosunki pokrewieństwa w obrębie tej grupy pluskwiaków. Pewne sugestie Klimaszewskiego (1964), wyrażone dość niejasno w tekście ale wyraźnie na rys. 7, pozwalają na wyodrębnienie u koliszków dwóch głównych grup o charakterze grup siostrzanych (*Aphalaridae — Psyllidae* i *Crasidaridae — Triozidae*). Również morfologia skrzydeł od dawna uwzględniana jest w diagnostyce koliszków, a użyłkowanie skrzydeł interpretowane jest jednolicie.

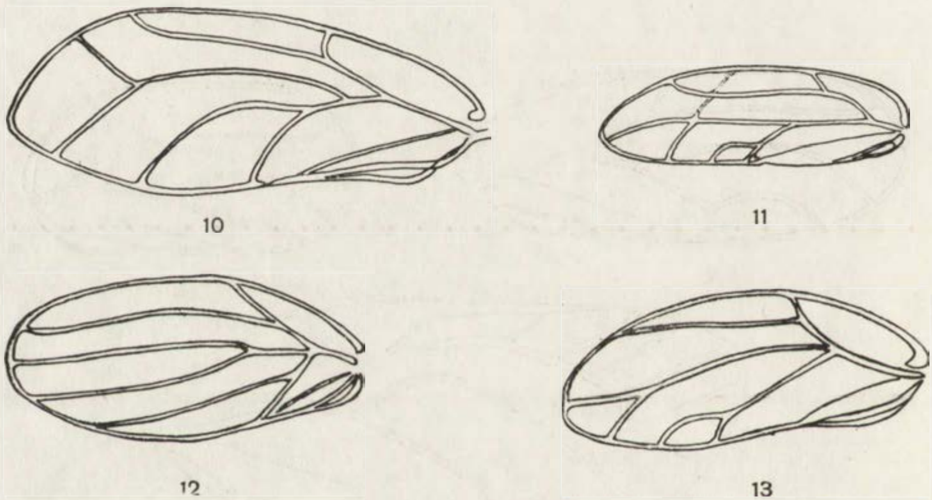


Rys. 5–9. Przednie skrzydła współczesnych koliszków (*Psyllodea*): 5 — *Camaratoscena speciosa* (Flor); 6 — *Caillardia nana* Log.; 7 — *Craspedolepta evaiana* Klimasz.; 8 — *Livia nigra* Klimasz.; 9 — *Anomoneura koreana* Klimasz. (wszystkie wg Klimaszewskiego).

Ułatwia to w dużym stopniu analizę morfologii ich skrzydeł i pozwala na wysnucie właściwych wniosków.

U koliszków nie występują nigdy morfy bezskrzydłe, a krótkoskrzydłość (brachypteryzm) należy do wybitnych wyjątków. Obserwujemy u nich jeszcze stosunkowo dobrze zachowaną pierwotną homonomię skrzydeł: tylne skrzydła uległy tylko nieznacznej redukcji i zachowały dość bogate użyłkowanie (rys. 4). Skrzydła przednie koliszków charakteryzuje szerokie i krótkie pole kostalne,

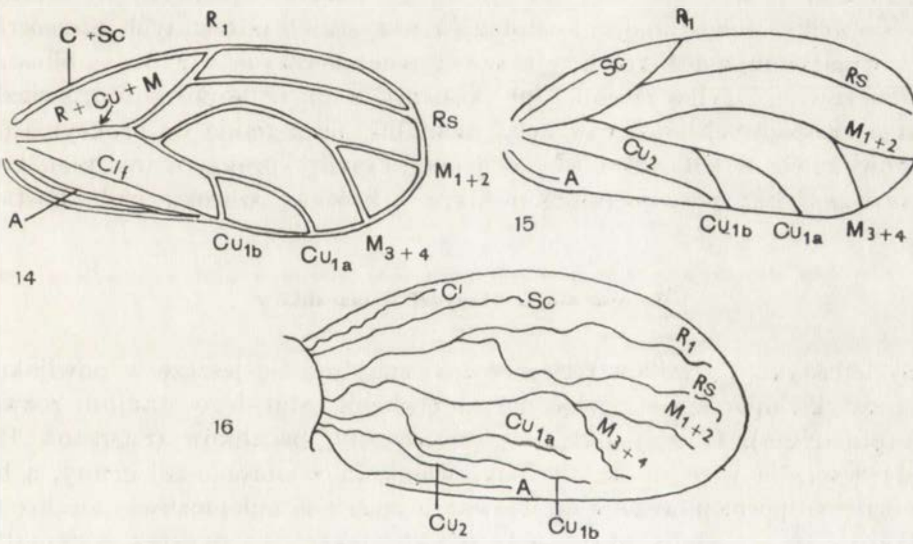
obecność użyłkowanej części klawalnej (clavus = pole analne) oraz występowanie u większości prymitywnych form znamienia skrzydłowego (pterostigma). Użyłkowanie skrzydła przedniego u współczesnych koliszków jest dość jednostajne (rys. 5–14). Wzmocnienie przedniego brzegu skrzydła tworzą zlane ze sobą całkowicie żyłki: kostalna (costa — C) i subkostalna (subcosta — Sc), które w swej proksymalnej części tworzą zawsze bardzo charakterystyczne, łukowate wysklepienie. Podobne funkcje (wzmocnienie brzegu skrzydła) spełnia także znamię skrzydłowe (pterostigma — Pt, rys. 4–6, 9, 11) — lokalne zesklerotyzowanie błony skrzydeł, ograniczone najczęściej końcowym odcinkiem żyłki radialnej. Żyłki radialna (radius — R), sektoralna (sector radii — Rs), medialna (media — M) i kubitalna (cubitus — Cu_1) tworzą w nasadowej części skrzydła jeden krótki wspólny pień (tzw. żyłkę podstawową) o rurkowatym przekroju poprzecznym (p. Schlee 1969c: 7). Swobodne końce poszczególnych żyłek



Rys. 10–13. Przednie skrzydła współczesnych koliszków (*Psyllodea*): 10 — *Homotoma ficus* (L.); 11 — *Tenaphalara acutipennis* Kuw.; 12 — *Hemischizocranium bessi* Tuth.; 13 — *Bactericera rossica* Horv. (rys. 12 wg Tuthila, pozostałe wg Klimaszewskiego).

odchodzą od wspólnego pnia jeszcze w nasadowej połowie skrzydła i biegną mniej lub bardziej równolegle do osi podłużnej skrzydła. U większości koliszków pień główny dzieli się na dwie gałęzie (rys. 4–11): gałąź górną (R+Rs) i gałąź dolną ($M+Cu_1$), jedynie u *Triozidae* (rys. 13) pień ten dzieli się od razu na 3 gałęzie: R+Rs, M i Cu_1. Jest to niewątpliwy autapomorfizm tej rodziny o czym świadczą stosunki w skrzydle rodzaju *Hemischizocranium* Tuth. (rys. 12) i *Eutrioza* Log., a także u *Trioza dlabolai* Vondr. (p. Loginova 1964: 474, rys. 216, 17; 476, rys. 217, 7). U przeważającej większości współczesnych koliszków żyłka medialna dzieli się na końcu na dwie gałęzie: M_{1+2} i M_{3+4} (rys. 4, 5, 7–13), co do niedawna uchodziło nawet za stałą, charakterystyczną cechę

tej grupy (np. HENNIG 1969: 243). Okazało się jednak, że u niektórych gatunków plezjomorficznej rodziny *Aphalaridae*, np. u *Caillardia robusta* LOG. i *C. nana* LOG. (rys. 6) żyłka medialna dzieli się na trzy wyraźne gałązki: M_1, M_2 i M_{3+4}. Trójgałęzistą żyłkę medialną rysuje także LOGINOVA (1964: 453, rys. 206, 14) u gatunku *Craspedolepta artemisiae* (FÖRST.) ! Być może, że mamy tutaj do czynienia z tzw. „żyłkami rzekomymi", które dość często występują u przedstawicieli rodziny *Crasidaridae* oraz u *Psyllidae* (np. w rodzaju *Anomoneura* SCHWARZ – rys. 9), a które KLIMASZEWSKI (1964: 106) uważa za zjawisko wtórne. Jednak w przypadku rodzaju *Caillardia* LOG. nie możemy wykluczyć możliwości, że mamy tutaj do czynienia z bardzo starym, plezjomorficznym typem użyłkowania skrzydeł koliszków. Także żyłka kubitalna (Cu_1) ma u koliszków zawsze dwie gałęzie: Cu_{1a} i Cu_{1b}. Żyłka postkubitalna (post-



Rys. 14–16. *Psylla floccosa* PATCH (*Psyllodea*): 14 – użyłkowanie skrzydła przedniego; 15 – przebieg trachei w skrzydle przednim; 16 – przebieg trachei w zawiązku skrzydła przedniego (wg PATCH, oznaczenie żyłek i trachei zmienione).

cubitus – Cu_2) wykształcona jest nie u wszystkich koliszków i występuje przeważnie jako tzw. fałd klawalny (Clf), któremu odpowiada jednak zawsze tracheja postkubitalna. Koliszki są jedyną grupą współczesnych *Sternorrhyncha*, u których zachowała się jeszcze żyłka analna (analis – A).

Jeżeli prześledzimy przebieg trachei w skrzydle koliszków (rys. 15) to uderza nas przede wszystkim jego prawie idealna zgodność z układem żyłek (rys. 14). Jedyne różnice dotyczą nie przebiegu trachei ale ich liczby: dodatkowo występuje szczątkowa tracheja subkostalna (biegnie tuż przy przednim brzegu skrzydła w jego łukowatym, nasadowym wygięciu) oraz tracheja postkubitalna (Cu_2), której przebieg odpowiada idealnie przebiegowi fałdu klawalne-

go. Także tracheje tworzą wspólny pień u nasady skrzydła. Dopiero przebieg trachei w zawiązku skrzydła u nimfy (rys. 16) wykazuje zasadnicze różnice. Nie tylko ujawnia dodatkową tracheję kostalną (C) ale także fakt, że wszystkie tracheje zachowują całkowicie samodzielność i nie zlewają się ze sobą nawet swymi proksymalnymi odcinkami.

Z porównania użyłkowania skrzydeł z przebiegiem trachei wynika, że koliszki osiągnęły obecny etap ewolucji użyłkowania skrzydeł stosunkowo dawno, we wczesnych stadiach ich ewolucji, a jedną z ich najbardziej charakterystycznych cech jest całkowite zlanie się żyłki subkostalnej z żyłką kostalną. Cechami plezjomorficznymi w budowie skrzydeł koliszków są: homonomia skrzydeł, obecność dość dobrze zachowanej części klawalnej skrzydła i żyłki analnej. Cechą plezjomorficzną jest także prawdopodobnie obecność prymitywnego, nieplastycznego znamienia skrzydłowego. Do cech apomorficznych należą: zlanie się żyłki subkostalnej z kostalną [u wszystkich pozostałych *Sternorrhyncha* (z wyjątkiem mączlików), a także u *Auchenorrhyncha* żyłka subkostalna zlewa się zawsze z żyłką radialną lub pozostaje z nią w bezpośrednim związku], redukcja swobodnych odcinków żyłki medialnej oraz zlanie się proksymalnych odcinków żyłek R+Rs, M i Cu_1 w jeden wspólny proksymalny pień. Cechą apomorficzną jest prawdopodobnie także i krótkie, szerokie pole kostalne.

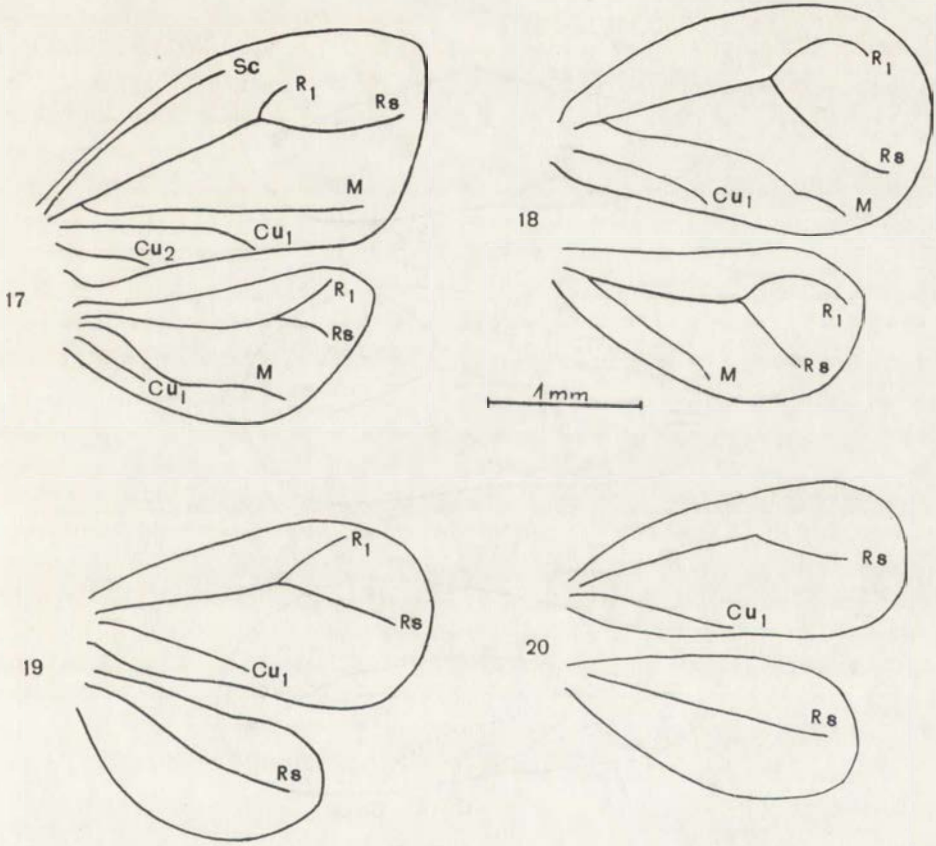
2. Morfologia skrzydeł u mączlików

Systematyka mączlików (*Aleyrododea*) znajduje się jeszcze w powijakach, a diagnostyka oparta jest wyłącznie na cechach ostatniego stadium rozwojowego (puparium). Obecny układ systematyczny mączlików (Sampson 1943) nie odzwierciedla więc stosunków pokrewieństwa w obrębie tej grupy, a brak morfologiczno-porównawczego opracowania imagines uniemożliwia analizę filogenetyczną. Imago wielu gatunków, a nawet większych jednostek systematycznych mączlików jest nie znane i dlatego cechy skrzydeł nie znalazły zastosowania w diagnostyce tej grupy, a interpretacja użyłkowania (rys. 21 i 23) jest dość rozbieżna. Stan ten nie ułatwia analizy morfologii skrzydeł w tej grupie.

U mączlików, podobnie jak u koliszków, brak jest morf bezskrzydłych i zjawiska krótkoskrzydłości, a skrzydła ich zachowały dość dobrze pierwotną homonomię. Charakteryzuje je szerokie pole kostalne i brak znamienia skrzydłowego. U większości gatunków brak jest także części klawalnej skrzydła, co stoi w wyraźnym związku z całkowitą redukcją aparatu sczepiającego obie pary skrzydeł. Użyłkowanie skrzydła przedniego uległo u większości współczesnych mączlików (Rodzina *Aleyrodidae*) daleko posuniętej redukcji (rys. 19–21) W skrzydle przednim obserwujemy najczęściej (rys. 20) tylko dwie żyłki: radialno-sektoralną (R+Rs) i kubitalną (Cu_1), do których doliczyć należy także żyłki kostalną i subkostalną, które podobnie jak u koliszków wzmacnia-

ją przedni brzeg skrzydła. Jedynie u przedstawicieli rodziny *Udamoselidae* (=*Aleurodicidae*) skrzydła zachowały bardziej plezjomorficzny typ użyłkowania (rys. 17 i 18). W skrzydle przednim *Udamoselis pigmentaria* ENDERL. (rys. 17) stwierdzić możemy wyraźnie aż 6 żyłek (Sc, R Rs, M, Cu_1 i Cu_2), a w skrzydle tylnym — 4 żyłki (R, Rs, M i Cu_1).

Interesujące jest porównanie użyłkowania *U. pigmentaria* (rys. 17) z przebiegiem trachei w skrzydle *Aleyrodes proletella* (L.) (rys. 22). Uderza nas tutaj

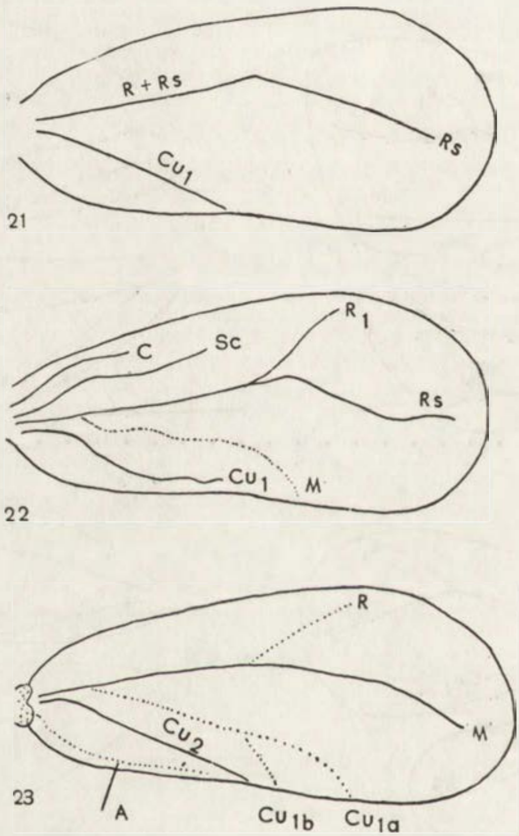


Rys. 17–20. Skrzydła współczesnych mączlików (*Aleyrodoidea*): 17 — *Udamoselis pigmentaria* ENDERL.; 18 — *Aleurodicus conspurcatus* ENDERL.; 19 — *Aleurochiton aceris* (MODEER); 20 — *Aleurolobus asari* (WÜNN) (rys. 17 wg PESSONA, oznaczenie żyłek zmieniono).

fakt, że każda z żyłek *Udamoselis* znajduje swój liczbowy odpowiednik w trachei u *A. proletella*: 6 żyłkom *Udamoselis* odpowiada dokładnie 6 trachei u *A. proletella*. Różnice dotyczą żyłki postkubitalnej (Cu_2) u *U. pigmentaria*, która nie ma odpowiednika w trachei u *A. proletella* oraz obecności swobodnej trachei kostalnej u tego ostatniego gatunku. Przykład ten ilustruje w sposób

przekonujący hipotezę, że przebieg trachei „odtwarza” niejako użyłkowanie skrzydeł pierwotniejszych form. Interesujące byłoby więc prześledzenie przebiegu trachei u któregoś z gatunków rodziny *Udamoselidae*, czego ze zrozumiałych względów (gatunki neotropikalne) nie mogłem wykonać.

Ciekawe, że bardzo zbliżony obraz użyłkowania skrzydeł prymitywnych form mączlików postuluje także Börner (1910), który analizował przebieg delikatnych fałdów i listewek na skrzydle u *A. proletella* (rys. 23). Jednak



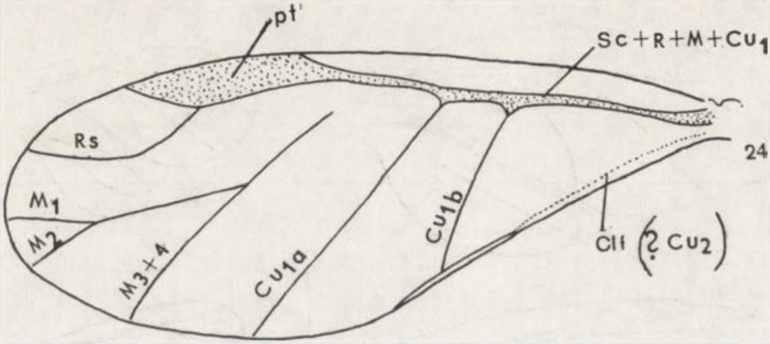
Rys. 21–23. *Aleyrodes proletella* (L.) (*Aleyrododea*): 21 — użyłkowanie skrzydła przedniego; 22 — przebieg trachei w skrzydle przednim; 23 — użyłkowanie skrzydła przedniego wg Börnera.

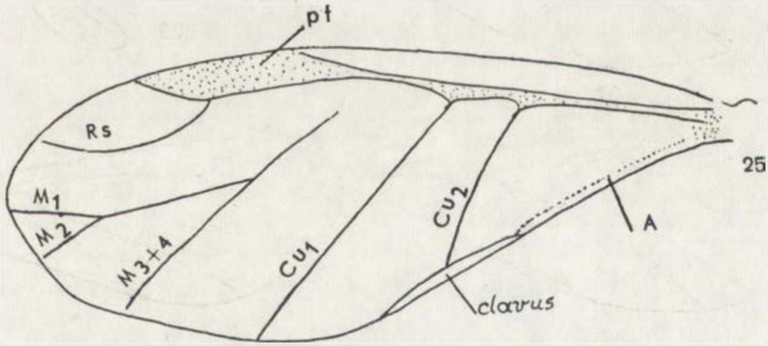
jego interpretacja poszczególnych żyłek jest wyraźnie błędna i nie znajduje potwierdzenia ani w przebiegu trachei u *A. proletella*, ani też w użyłkowaniu skrzydeł u *U. pigmentaria*.

Skrzydła mączlików mają wiele wspólnych cech ze skrzydłem koliszków. Są to: homonomia skrzydeł, obecność szerokiego pola kostalnego, łukowato wygięty nasadowy odcinek kostalnego brzegu skrzydła, związek żyłki subkos-

talnej z kostalną oraz mniej więcej równoległy do osi podłużnej skrzydła przebieg żyłek. Różnice w stosunku do koliszków polegają głównie na braku aparatu sczepiającego skrzydła, braku znamienia skrzydłowego, redukcji części klawalnej skrzydła oraz dalej posuniętemu uproszczeniu użyłkowania: redukcji rozgałęzień żyłki medialnej i kubitalnej oraz braku jednego wspólnego pnia (żyłki podstawowej).

Z porównania użyłkowania skrzydeł z przebiegiem trachei wynika, że ewolucja użyłkowania przebiegała w tej grupie powoli i bardzo stopniowo, wykazując podobny kierunek rozwoju co u koliszków, a mianowicie zbliżenie,





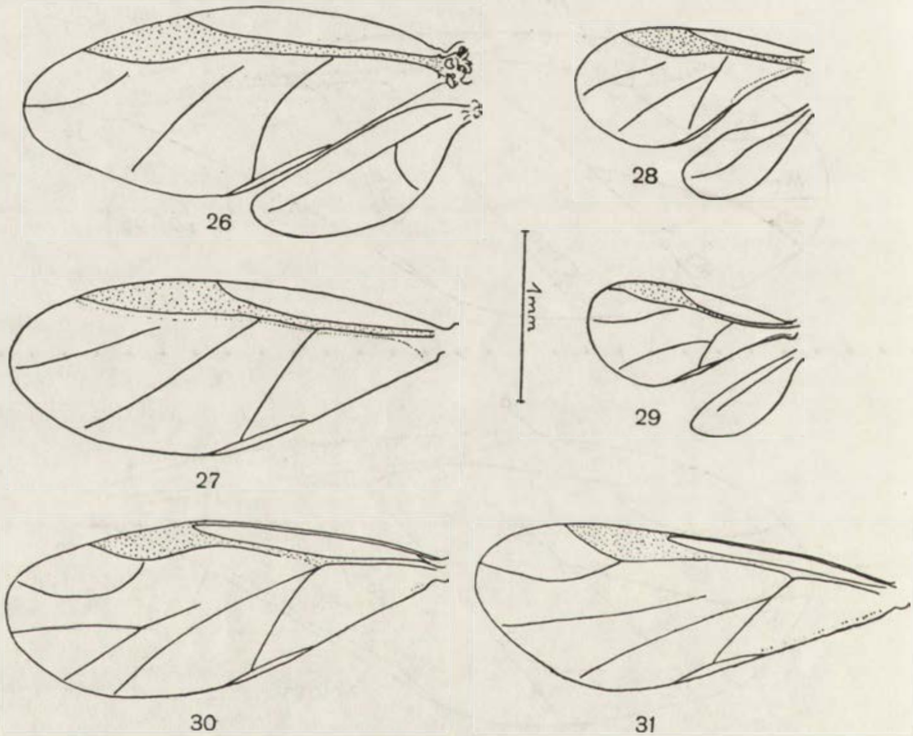
Rys. 24, 25. Schemat użyłkowania skrzydła przedniego współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 24 — wg Mordvilki; 25 — wg Börnera.

a w dalszej kolejności — zlanie się żyłki subkostalnej z żyłką kostalną. Cechami plezjomorficznymi w budowie skrzydeł mączlików są: homonomia skrzydeł i brak wspólnego pnia utworzonego z proksymalnych odcinków żyłek oraz równoległy do osi podłużnej skrzydła przebieg żyłek. Do cech apomorficznych należą: zanik znamienia, zanik u większości gatunków części klawalnej skrzydła i żyłki postkubitalnej, a także daleko posunięta redukcja żyłek. Trudny do zinterpretowania jest brak aparatu sczepiającego skrzydła. Nie wiadomo

bowiem czy mamy tutaj do czynienia z zanikiem tego aparatu czy też ze stanem pierwotnym.

3. Morfologia skrzydeł u mszyc

Jak dotąd brak jest jednego, powszechnie przyjętego układu systematycznego mszyc (*Aphidodea*). Istnieje jednak powszechna zgoda co do tego, że mszyce dzielą się na dwie wyraźnie zarysowane grupy, zasługujące na przyznanie im rangi nadrodzin (*Phylloxeroidea* i *Aphidoidea*). Podział ten odzwierciedla prawdopodobnie najstarszy stosunek siostrzany istniejący u mszyc.

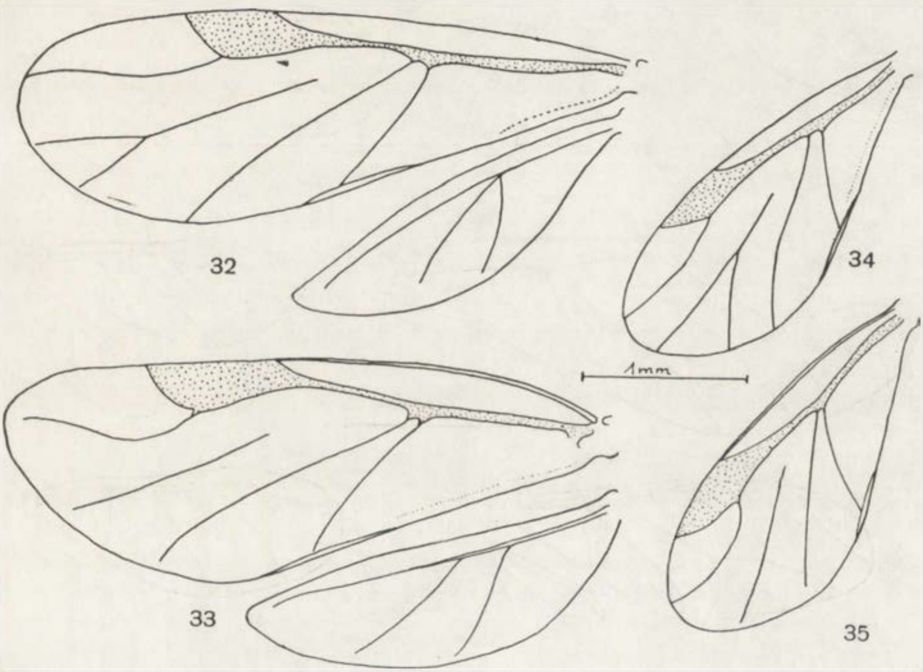


Rys. 26–31. Skrzydła współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 26 — *Sacchiphantes abietis* (L.); 27 — *Cholodkovskya viridana* (Chol.); 28 — *Phylloxera qurcina* (Ferr.); 29 — *Viteus vitifolii* (Fitch); 30 — *Tuberapis coreanus* Takah.; 31 — *Mansakia betulina* (Horv.).

Budowa skrzydeł mszyc, a zwłaszcza ich użyłkowanie nie były dotąd dokładnie analizowane. W diagnostyce mszyc uwzględniano jedynie liczbę rozgałęzień żyłki medialnej, rzadziej zaś inne cechy, takie jak np. kształt znamienia skrzydłowego oraz przebieg żyłek kubitalnych. Interpretacja poszczególnych żyłek nie doczekała się dotąd także ujednolicenia (rys. 24 i 25). Jedyne próby uwzględnienia morfologii skrzydeł w badaniach filogenetycznych zawierają prace Richardsa (1966) i Schlee'a (1969c). Richards daje interesującą interpre-

tację losów żyłki kubitalnej (Cu_1) i naświetla główne tendencje tzw. procesu kostalizacji skrzydła u mszyc. Zastosowana przez tego autora metoda „projekcji żyłek" znajduje pełne uzasadnienie w świetle mojej analizy przebiegu trachei w skrzydłach mszyc. RICHARDS nie zwrócił jednak uwagi na typ wykształcenia żyłki medialnej u mszyc, a SCHLEE (1969c) doszedł nawet do fałszywego wniosku, że liczba rozgałęzień żyłki medialnej stoi w prostej zależności od wielkości skrzydła i ciała danej mszycy.

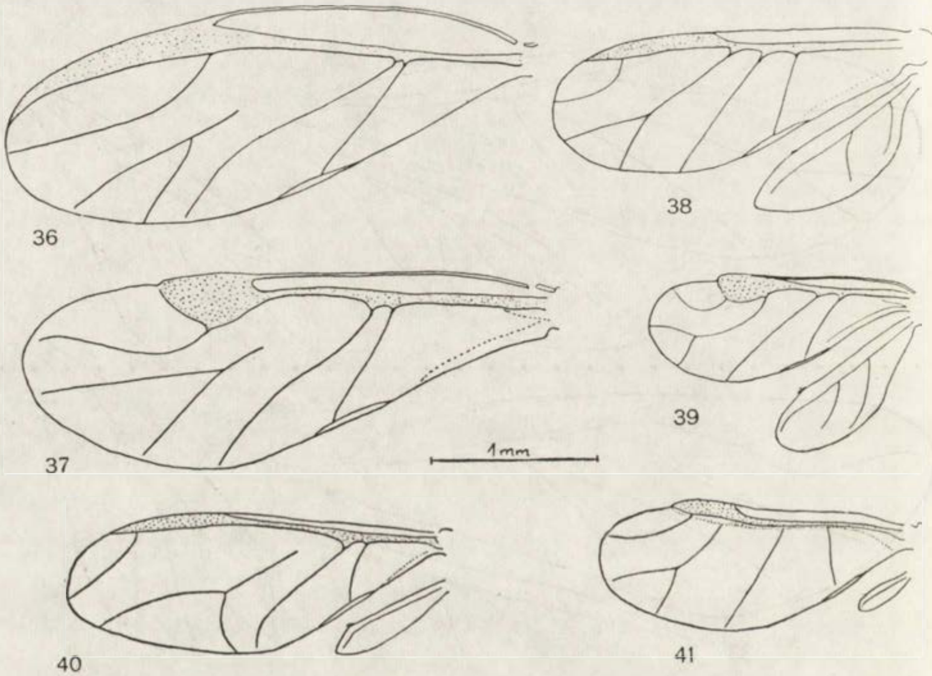
U mszyc występują obok morf uskrzydlonych także morfy bezskrzydłe. a zjawisko krótkoskrzydłości jest u nich dość częste. Zarówno morfologia skrzydeł mszyc, jak i ich użyłkowanie uchodzą dość powszechnie za bardzo



Rys. 32–35. Skrzydła współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 32 — *Patchiella reaumuri* (KALT.); 33 — *Forda formicaria* HEYD.; 34 — *Eriosoma lanigerum* (HAUSM.); 35 — *Tetraneura ulmi* (L.).

jednolite i mało zróżnicowane (np. SCHLEE 1969c: 4). W rzeczywistości jednak skrzydła mszyc należą, obok skrzydeł mączlików, do najbardziej zróżnicowanych w obrębie całej grupy *Sternorrhyncha*. Cechuje je wyraźnie zaznaczająca się heteronomia: tylne skrzydła są zawsze silnie zredukowane, a ich użyłkowanie jest ubogie (rys. 26, 28, 29, 32, 33, 38, 42), a niekiedy redukcja ta posunięta jest tak daleko (rys. 40, 41), że przypomina stosunki u czerwców. Pole kostalne w skrzydle przednim jest zawsze wąskie i długie. Przedni brzeg skrzydła przedniego jest prosty i w przeciwieństwie do koliszków nie jest w nasadowej

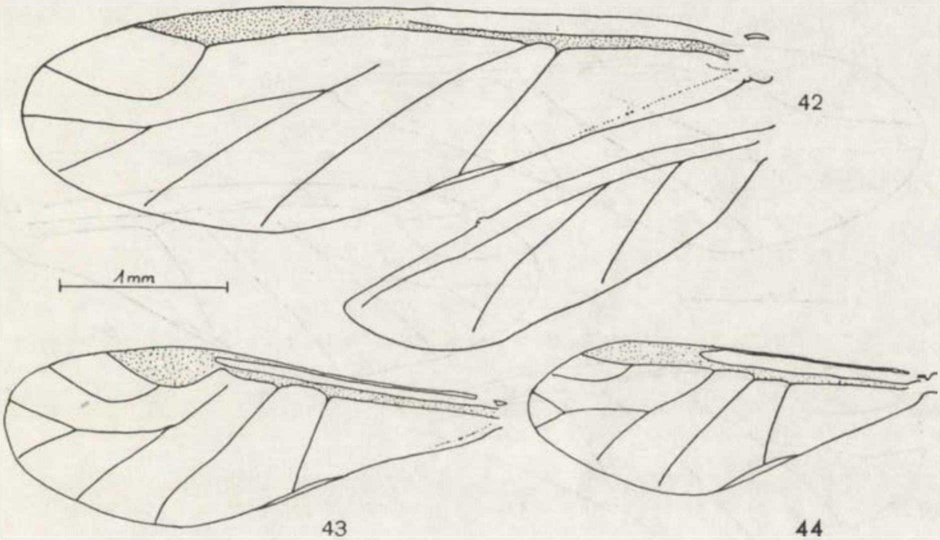
części łukowato wysklepiony. Na ogół jest on słabo zesklerotyzowany i zawsze pozbawiony trachei. Funkcję wzmocnienia przedniego skraju skrzydła przejmuje u mszyc wspólny pień utworzony ze zlania się ze sobą proksymalnych odcinków poszczególnych żyłek i silnie zbliżony do przedniego brzegu skrzydła (jest to tzw. kostalizacja skrzydła). Pień ten ma wg Schlee'a (1969c) przekrój poprzeczny w kształcie odwróconej litery „U". W dystalnym końcu wspólny pień przechodzi w stosunkowo duże i plastyczne (wypełnione ziarnistą tkanką) znamię skrzydłowe, którego przedni brzeg zlewa się z przednim brze-



Rys. 36–41. Skrzydła współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 36 — *Mindarus abietinus* Koch; 37 — *Anoecia corni* (F.); 38 — *Glyphina betulae* (L.); 39 — *Phloeomyzus passerinii* (Sign.); 40 — *Greenideoidea ceyloniae* v. d. G.; 41 — *Schoutedenia lutea* (v. d. G.).

giem skrzydła. Na rys. 26–52 przedstawiono różne typy użyłkowania przednich skrzydeł u współczesnych mszyc. U tych mszyc, które zachowały najmniej zmieniony (najbogatszy) typ użyłkowania (rys. 42–47), obserwujemy w skrzydle przednim 7 wyraźnych żyłek (R, Rs, M_1, M_2, M_{3+4}, Cu_{1a} i Cu_{1b}). Wszystkie żyłki zlewają się ze sobą na znacznych odcinkach w jeden wspólny pień, od którego odchodzą swobodne odcinki poszczególnych żyłek jak zęby grzebienia, kierując się skośnie ku tylnemu brzegowi skrzydła. Żyłka sektoralna (Rs) odchodzi zawsze od dystalnej lub rzadziej proksymalnej części znamienia, jedy-

nie u przedstawicieli *Phylloxeroidea* zawsze[1] jej brak. Żyłka medialna traci niekiedy łączność z głównym pniem (rys. 30–37) wskutek zaniku swej proksymalnej części i wykazuje dużą różnorodność co do ilości rozgałęzień. Wbrew twierdzeniu SCHLEE'A nie zachodzi tutaj prosta zależność od wielkości skrzydła (porównaj rys. 34, 35 i 51). Wprost przeciwnie, obserwujemy tutaj wyraźną zależność między liczbą rozwidleń żyłki medialnej a przynależnością systematyczną: jest ona zawsze zredukowana (jedno- lub dwugałęzista) u grup wyspecjalizowanych, „odchylonych" (*Phylloxeroidea*, *Hormaphididae*, *Pemphigidae*, *Thelaxidae*) i zachowuje pełną liczbę gałązek u grup nie wyspecjalizowanych (*Aphididae*, *Lachnidae*, *Chaitophoridae*, *Phyllaphididae*)[2]. Żyłki kubitalne (Cu_{1a}



Rys. 42–44. Skrzydła współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 42 — *Euceraphis punctipennis* (ZETT.); 43 — *Tuberculoides annulatus* (Htg.); 44 — *Sipha maydis* (PASS.).

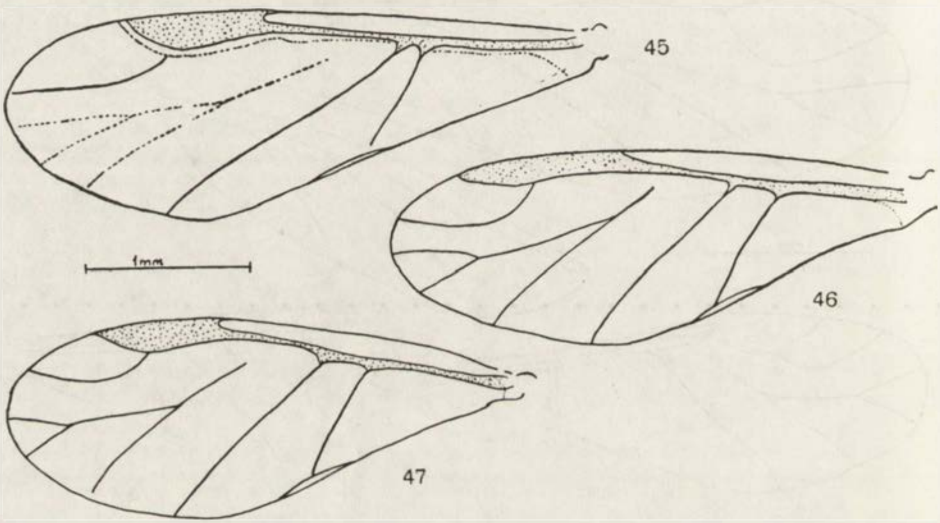
i Cu_{1b}) biegną najczęściej mniej lub więcej równolegle do siebie (rys. 32–47), rzadziej zaś (*Phylloxeridae*, *Hormaphididae* i niektóre *Pemphigidae*) zlewają się ze sobą proksymalnymi odcinkami (rys. 28–31). Wzdłuż nasadowej części tylnego brzegu skrzydła przedniego niektórych mszyc obserwujemy niekiedy

[1] Niektórzy autorzy uważają, że brak żyłki sektoralnej charakteryzuje wyłącznie rodzinę *Phylloxeridae*, natomiast występuje ona u *Adelgidae*, u której zanikowi uległa rzekomo żyłka medialna. Jak wykazuje porównanie użyłkowania skrzydła *Adelgidae* z przebiegiem trachei w tymże skrzydle (rys. 48 A i B) pogląd ten jest fałszywy. Tracheja odpowiadająca dyskutowanej żyłce wchodzi w skład dolnego pnia trachei, a więc jest odpowiednikiem żyłki medialnej, gdyż tracheja odpowiadająca żyłce sektoralnej wchodzi u mszyc zawsze w skład górnego pnia.

[2] Redukcja rozgałęzień żyłki medialnej skorelowana jest zawsze z plezjomorficznym typem budowy oczu i syfonów (brak oczu złożonych i syfonów u larw pierwszego stadium rozwojowego) co również wskazuje na „filogenetyczny" charakter tej cechy.

bardzo niewyraźnie zaznaczony, delikatny fałd, który niektórzy autorzy utożsamiają z fałdem klawalnym (Clf) względnie nawet interpretują jako żyłkę postkubitalną (Cu_2) a nawet analną (A). Według tych autorów część klawalna skrzydła zredukowana jest u mszyc do niewielkiej powierzchni na tylnym brzegu skrzydła (zawiniętej rurkowato na stronę wentralną), wchodzącej w skład aparatu sczepiającego skrzydła. Ponieważ delikatny ten fałd występuje nie u wszystkich mszyc i nie odpowiada mu nigdy tracheja, interpretacje te wydają mi się dość wątpliwe.

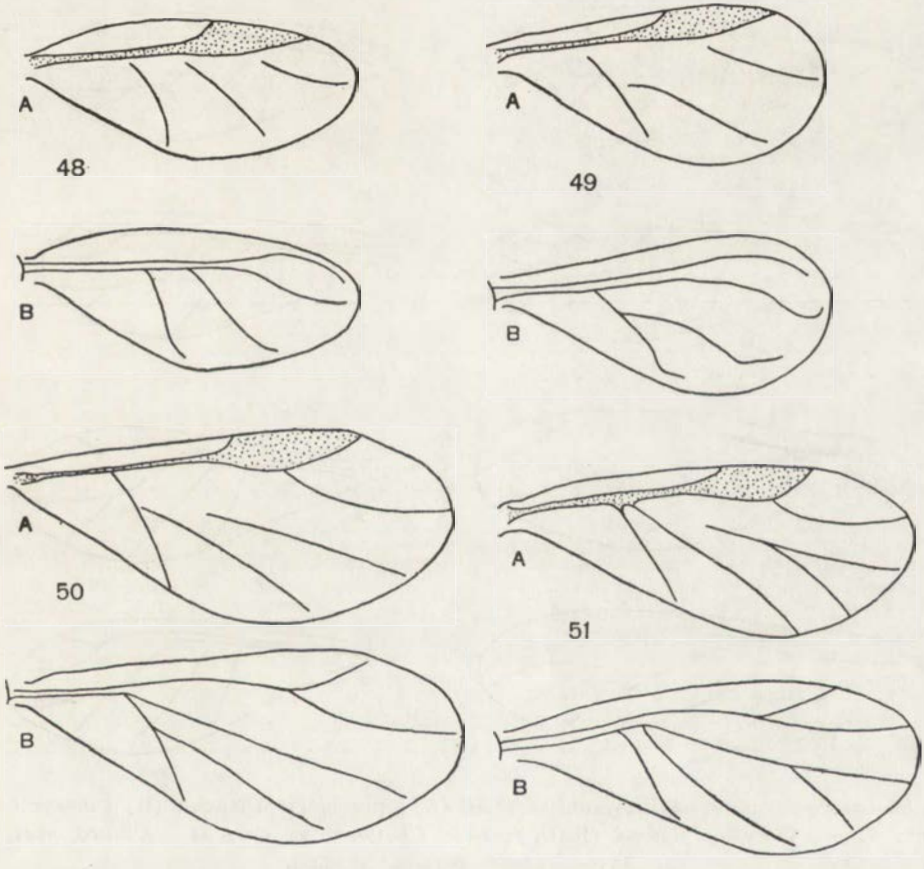
Jeżeli porównamy ze sobą użyłkowanie skrzydeł (rys. 48–57, A) i przebieg trachei w skrzydle (rys. 48–57, B) u tych samych gatunków, to stwier-



Rys. 45–47. Skrzydła współczesnych mszyc (*Aphidodea*): 45 — *Protrama longitarsus* (Ferr.); 46 — *Linosiphon galiophagum* (Wimsh.); 47 — *Aphis brohmeri* Börn.

dzimy ich zadziwiającą zgodność. Jedyne różnice dotyczą faktu, że tracheje tworzą nie jeden, a dwa pnie: górny (R, Rs) i dolny (M, Cu_1). Bardzo istotny jest także brak trachei subkostalnej i kostalnej. Patch (1909) wykazuje ponadto dodatkową trachejęę (rys. 67B), którą identyfikuje z żyłką postkubitalną (w nomenklaturze Patch — drugą analną, 2d A) ale mamy tutaj najwyraźniej do czynienia z jedną z tak licznych u mszyc wtórnych odgałęzień trachei, a nie z tracheją główną. Potwierdza to wyraźnie przebieg trachei w zawiązkach skrzydeł u nimf (rys. 56 C i 57 C), gdzie występuje zawsze tylko 5–7 trachei (postkubitalnej zawsze brak!), które tworzą 2, 3 lub 4 swobodne na całej długości pnie: $R+Rs$ i $M+Cu_1$ albo $R+Rs$, $M_{1+2}+M_{3+4}$, Cu_{1a} i Cu_{1b}. Także i w zawiązkach skrzydeł u nimf brak jest nawet śladów trachei subkostalnej i kostalnej!

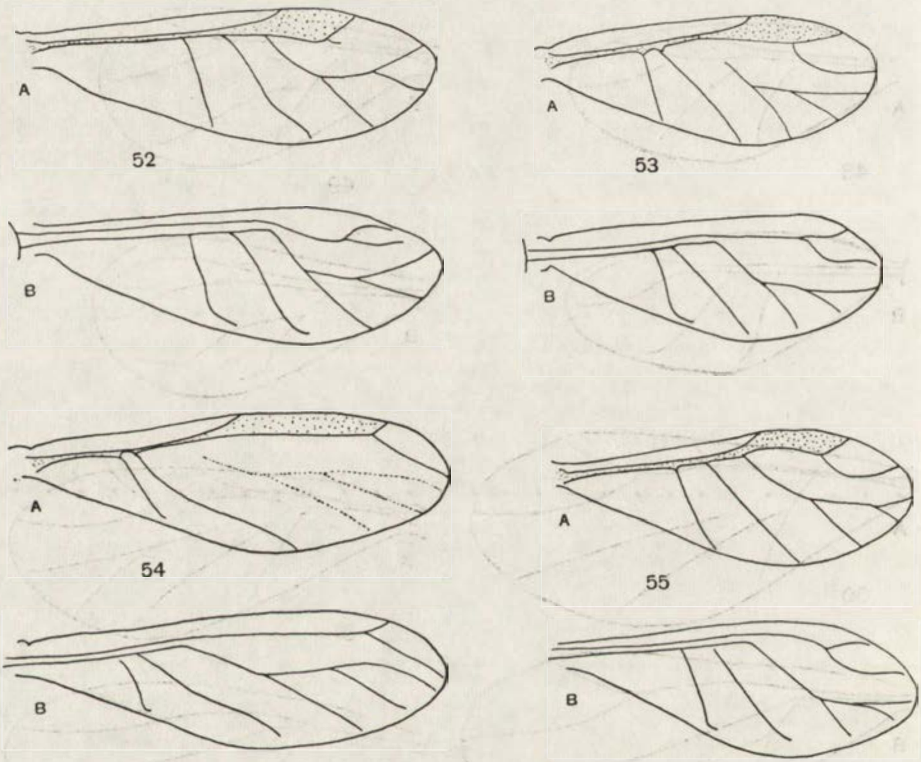
U współczesnych mszyc obserwujemy więc najdalej posuniętą zgodność między użyłkowaniem skrzydeł i przebiegiem trachei w skrzydle i zawiązku skrzydła. Świadczy to niewątpliwie o tym, że zasadniczy rys użyłkowania skrzydeł uzyskały mszyce już na bardzo wczesnym etapie swej ewolucji (późniejsze zmiany dotyczą już tylko wyłącznie stopnia kostalizacji skrzydła i losów



Rys. 48–51. Porównanie użyłkowania skrzydeł (A) z przebiegiem trachei (B) u mszyc (*Aphidodea*): 48 — *Sacchiphantes abietis* (L.); 49 — *Phylloxera coccinea* Heyd.; 50 — *Hormaphidula betulae* (Mordv.); 51 — *Eriosoma lanigerum* (Hausm.).

żyłki sektoralnej, medialnej i kubitalnej), a zanik żyłek i trachei kostalnej i subkostalnej lub, co wydaje się bardziej prawdopodobne, całkowite zlanie się żyłki subkostalnej z radialną, charakteryzowało już prawdopodobnie najstarszych przodków mszyc, czyli tzw. grupę rodową *Aphidodea*. Jako cechy plezjomorficzne w budowie skrzydeł u mszyc uznać należy jedynie trójgałęzistość żyłki medialnej u prymitywnych form oraz sam fakt występowania znamienia skrzydłowego. Natomiast charakter tego znamienia (plastyczność, związek

z głównym pniem itp.) wskazuje raczej na jego swoisty dla mszyc, apomorficzny typ. Cechą plezjomorficzną jest oczywiście także (postulowany) związek żyłki subkostalnej z radialną. Do cech apomorficznych należą: redukcja części klawalnej skrzydła i związany z tym zanik żyłki postkubitalnej i analnej, tzw. kostalizacja skrzydła (tzn. zlanie się wszystkich żyłek w jeden wspól-



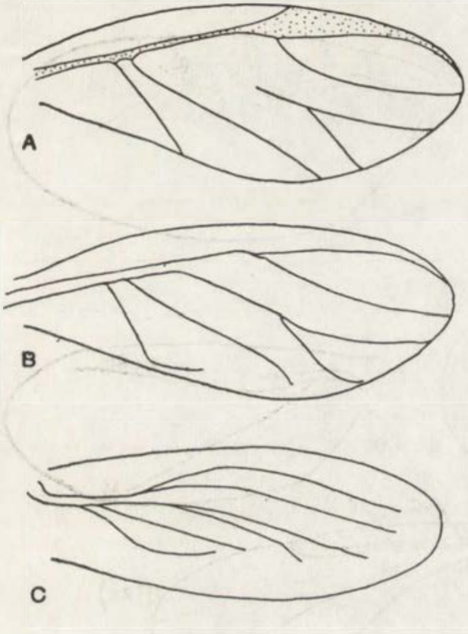
Rys. 52–55. Porównanie użyłkowania skrzydeł (A) z przebiegiem trachei (B) u mszyc (*Aphidodea*): 52 — *Tinocallis platani* (Kalt.); 53 — *Chaitophorus* sp.; 54 — *Cinara pini* (L.); 55 — *Myzodes persicae* (Sulz.).

ny pień przesunięty ku brzegowi przedniemu skrzydła), swoisty, skośny w stosunku do osi podłużnej skrzydła przebieg swobodnych odcinków żyłek oraz całkowity zanik trachei odpowiadających żyłce kostalnej i subkostalnej.

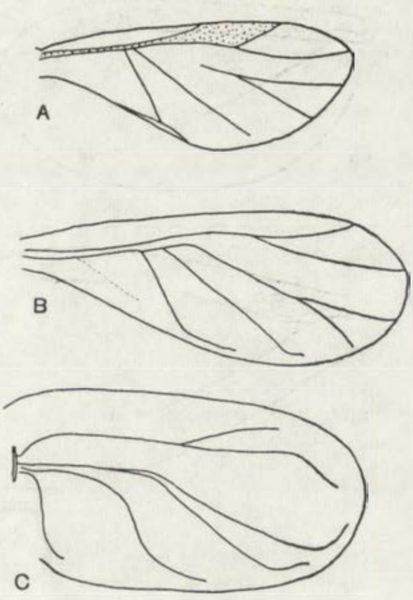
4. Morfologia skrzydeł u czerwców

Dzięki licznym i bardzo szczegółowym opracowaniom morfologii samców (np. Jancke 1955, Theron 1958, Buščik 1958, Ghauri 1962, Giliomee 1967, Afifi 1968) układ systematyczny czerwców (*Coccodea*) zbliża się coraz bar-

dziej do naturalnego. Prace te potwierdziły w zasadzie układ systematyczny zaproponowany przez BALACHOWSKY'EGO (1942), który wyróżnił trzy główne grupy (u BALACHOWSKY'EGO typy — phylum) czerwców: *Margaroidae*, *Lecanoidae* i *Diaspidoidae*, którym późniejsi badacze przyznają rangę nadrodzin. Jak dotąd brak jest jednak jednoznacznej odpowiedzi na pytanie o najstarszy stosunek siostrzany istniejący u czerwców; być może że odpowiada mu podział



56



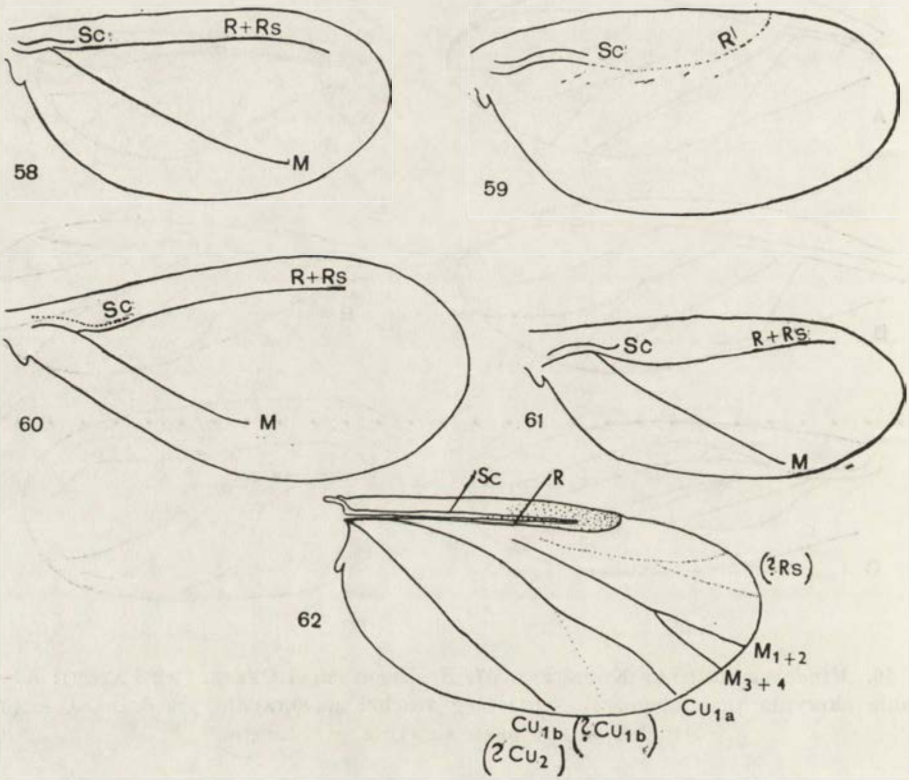
57

Rys. 56. *Mindarus abietinus* KOCH, rys. 57. *Eriosoma rileyi* OESTL. (wg PATCH): A — użyłkowanie skrzydła przedniego, B — przebieg trachei w skrzydle przednim, C — przebieg trachei w zawiązku skrzydła przedniego.

BORSCHENIUSA (1949, 1958) na nadrodziny *Paleococcoidea* (= *Margaroidae* u BALACHOWSKY'EGO) i *Neococcoidea* (= *Lecanoidae* i *Diaspidoidae* u BALACHOWSKY'EGO).

Czerwce wykazują, podobnie jak mączliki, bardzo zredukowane użyłkowanie skrzydeł. Fakt ten oraz zanik skrzydeł u wszystkich samic spowodował, że morfologii skrzydeł poświęcono niewiele uwagi jako mało przydatnej dla celów diagnostycznych. Skrzydła współczesnych czerwców, zachowane wyłącznie u samców, cechuje daleko posunięta heteronomia. Tylna para skrzydeł uległa drastycznej, prawie całkowitej redukcji i zachowała się wyłącznie w postaci drobnego, pozbawionego użyłkowania płatka, uzbrojonego w pojedynczy haczyk, zaczepiający o wyrostek u nasady skrzydła przedniego (aparat scze-

piający). Przedni brzeg skrzydła przedniego jest prosty, u nasady niewysklepiony; pole kostalne wąskie. U większości gatunków brak jest także części klawalnej skrzydła (clavus) i znamienia skrzydłowego. Użyłkowanie skrzydła przedniego uległo drastycznej redukcji (rys. 58–61). U większości współczesnych czerwców zachowały się jedynie trzy żyłki (Sc, R+Rs i M) lub tylko dwie (Sc i R+Rs), a u przedstawicieli rodziny *Aclerdidae* zaledwie jedna (Sc lub R+Rs?) Większość autorów rysuje zazwyczaj tylko dwie żyłki (R+Rs i M),

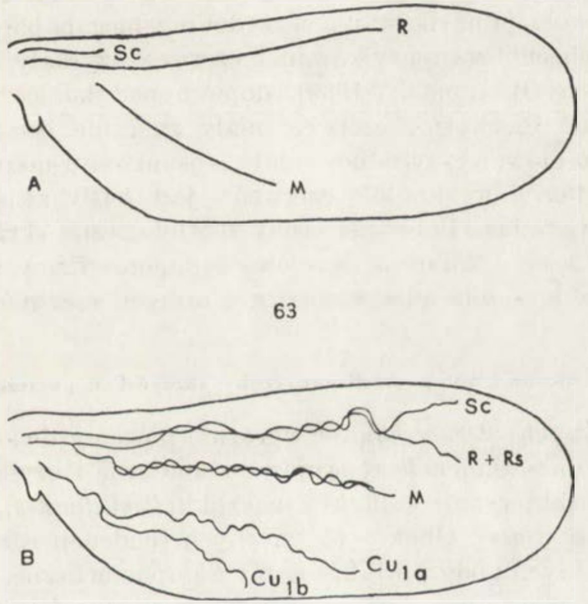


Rys. 58–62. Przednie skrzydła współczesnych czerwców (*Coccodea*): 58 — ***Pseudococcus citri*** Risso; 59 — ***Margarodes buxtoni*** Newst.; 60 — ***Aspidiotus hederae*** Vallot; 61 — ***Eriococcus bambusae*** Gr.; 62 — ***Sphaeraspis priaskaensis*** Jakub. (rys. 63 — 66 wg Janckego, 67 wg Schlee'a, uproszczony).

pomijając żyłkę subkostalną, którą traktują zazwyczaj jako listewkę lub fałd wzmacniający proksymalny odcinek żyłki radialno-sektoralnej. Jednakże fakt, że żyłce tej odpowiada zawsze tracheja oraz fakt występowania kopułek na wentralnej stronie połączonych żyłek zmysłowych (Fudalewicz–Niemczyk 1958), świadczy niezbicie, że mamy do czynienia rzeczywiście z żyłką subkostalną. Nieco pierwotniejszy typ użyłkowania zachował się u *Sphaeraspis*

priaskaensis JAKUBSKI (rys. 62), którego skrzydło opisał ostatnio szczegółowo SCHLEE (1969c). Według tego autora w skrzydle przednim tego czerwca występuje aż 10 żyłek[1] (C, Sc, R, dwugałęzista Rs (!), M_{1+2}, M_{3+4}, Cu_{1a}, Cu_{1b} i Cu_2), które (z wyjątkiem Cu_2) zlewają się ze sobą, tworząc wspólny pień, który wzmacnia, podobnie jak u mszyc, przedni brzeg skrzydła i łączy się z nim za pośrednictwem plastycznego znamienia. Według SCHLEE'A przekrój poprzeczny tego wspólnego pnia ma, podobnie jak u mszyc, kształt odwróconej litery „U". Swobodne odcinki poszczególnych żyłek biegną, podobnie jak u mszyc, skośnie do osi podłużnej skrzydła.

Porównując użyłkowanie skrzydła (rys. 63A) z przebiegiem trachei (rys. 63B) w skrzydle tego samego gatunku stwierdzamy dużą niezgodność między nimi:



Rys. 63. *Dactylobius* sp. (*Coccodea*): A — użyłkowanie skrzydła przedniego, B — przebieg trachei w skrzydle przednim (wg PATCH).

trzem żyłkom (Sc, R+Rs i M) odpowiada tutaj aż 6 trachei (Sc, R+Rs, M_{1+2}, M_{3+4}, Cu_{1a} i Cu_{1b})! Tracheje te tworzą, podobnie jak u mszyc, dwa wyraźne pnie: górny (Sc, R+Rs i M) i dolny (Cu_{1a} i Cu_{1b}) ale w odróżnieniu od mszyc tracheja medialna wchodzi u czerwców w skład górnego, a nie dolnego pnia.

[1] SCHLEE posłużył się w swych badaniach metodą użytą już przez BÖRNERA (1910) i dlatego jego wyniki są równie wątpliwe jak te które uzyskał BÖRNER (patrz str. 16). Moim zdaniem w skrzydle tego czerwca wyróżnić można jedynie 5 żyłek (Sc, R+Rs, M_{1+2},M_{3+4}, Cu_1) i tzw. fałd klawalny (Clf). Pozostałe „żyłki" SCHLEE'A to artefakty powstałe na skutek istniejącej u tego gatunku mikrorzeźby, złożonej z regularnych liniowych zmarszczek biegnących zgodnie z kierunkiem prawdziwych żyłek.

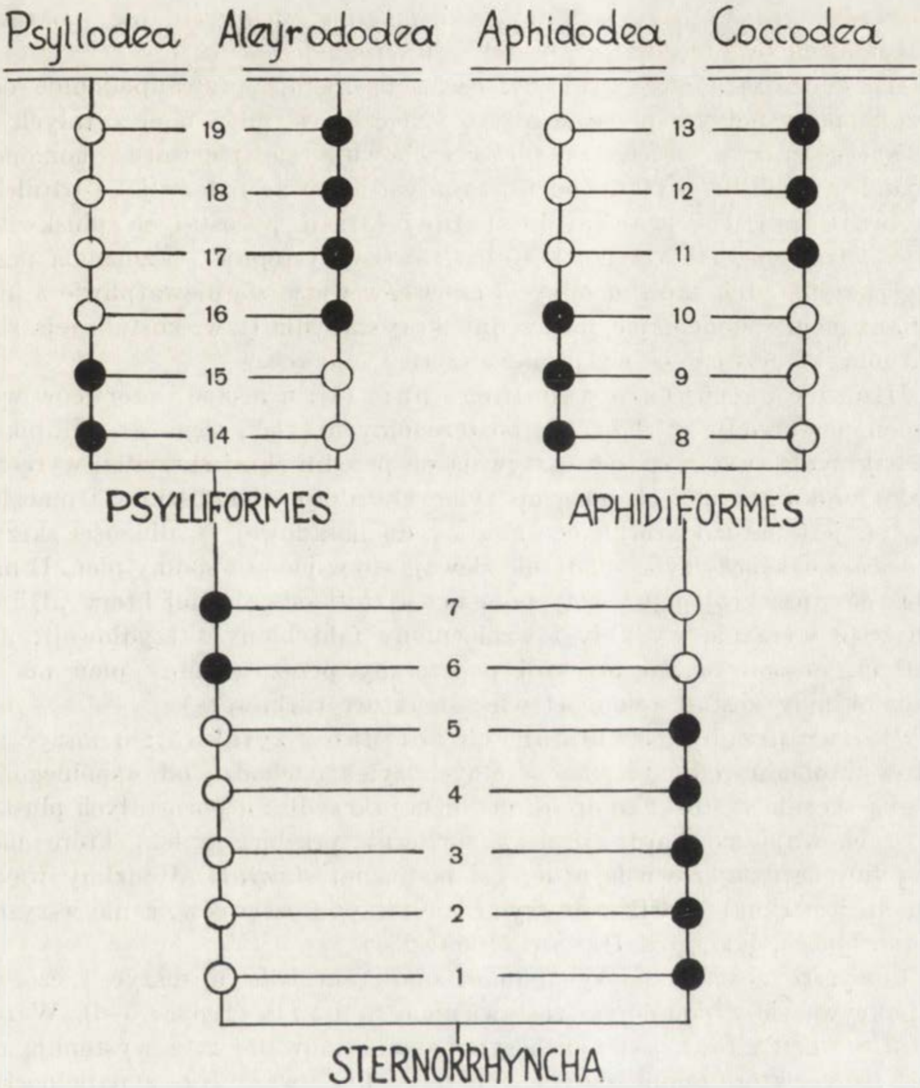
Podobnie jak u mszyc brak jest także u czerwców trachei kostalnej. Występuje natomiast wyraźnie tracheja subkostalna, która zachowuje odrębność tylko w odcinku proksymalnym, a jej część dystalna splata się lub nawet zlewa z tracheją radialno-sektoralną! Stanowi to wyraźną wskazówkę odnośnie do losów żyłki i trachei subkostalnej u mszyc, a zarazem istotną wskazówkę dla interpretacji form kopalnych.

Interesujące jest także porównanie użyłkowania skrzydeł u *S. priaskaensis* (rys. 62) z przebiegiem trachei w skrzydle *Dactylobius* sp. (rys. 63B). Uderza nas tutaj ich daleko posunięta zgodność: każda z 5 żyłek oraz fałd klawalny u *Sphaeraspis* (patrz notka na str. 27) znajduje swój odpowiednik w trachei u *Dactylobius* sp.

Z porównania użyłkowania skrzydeł i przebiegu trachei w skrzydle wynika, że u czerwców ewolucja użyłkowania skrzydeł przebiegała bardzo wolno i w kilku etapach, a obecny stan użyłkowania czerwce uzyskały, sądząc po materiałach kopalnych (Beardsley 1969), dopiero pod koniec ery mezozoicznej w górnej kredzie. Pierwotnie czerwce miały znacznie bogatsze użyłkowanie skrzydeł, którego główne rysy odpowiadały stosunkom u mszyc. Jedyną pewną cechą plezjomorficzną w skrzydle czerwców jest ścisły związek żyłki subkostalnej z żyłką radialną. Pozostałe cechy morfologiczne skrzydła czerwców są typowo apomorficzne i stanowią częściowo synapomorfizmy wspólne mszycom i czerwcom, częściowo zaś autapomorfizmy samych czerwców.

5. Synapomorficzne i autapomorficzne cechy skrzydeł u poszczególnych grup

U współczesnych *Sternorrhyncha* wyróżnić możemy dwie główne i bardzo wyraźnie zaznaczone tendencje rozwojowe w budowie i użyłkowaniu skrzydeł. Jedna z nich charakteryzuje koliszki i mączliki (*Psylliformes*), druga — mszyce i czerwce (*Aphidiformes*). Obok tych głównych tendencji rozwojowych występują u poszczególnych podgrup także cechy autapomorficzne, charakteryzujące wyłącznie daną podgrupę. Analiza całości cech morfologicznych skrzydeł u *Sternorrhyncha* wykazuje wyraźnie, że mamy tu do czynienia z typowo mozaikowym rozdziałem cech (heterobathmia) zarówno między obie główne grupy (*Psylliformes* i *Aphidiformes*), jak też między poszczególne podgrupy (*Psyllodea* i *Aleyrododea* oraz *Aphidodea* i *Coccodea*). Sądząc po mozaikowym rozdziale ich cech między wzmiankowanymi grupami zachodzi typowy stosunek siostrzany. Fakt, że także w morfologii skrzydeł *Sternorrhyncha* występują wyraźne synapomorfizmy, stanowi dodatkowy argument na rzecz hipotezy o jednorodności jej podgrup. Na podstawie synapomorfizmów skrzydeł u *Psylliformes* względnie *Aphidiformes* oraz autapomorfizmów poszczególnych podgrup możemy przedstawić stosunki pokrewieństwa w obrębie *Sternorrhyncha* w postaci tzw. schematu synapomorfizmów (rys. 64), czyli odmiany drzewa rodowego przedstawiającego stosunki pokrewieństwa i zarazem ich umotywowanie.



Rys. 64. Schemat synapomorfizmów u *Sternorrhyncha*. Liczby oznaczają kolejne cechy omówione w tekście (w podrozdziałach A — D).

A. Synapomorfizmy skrzydeł u mszyc i czerwców

Występowanie bezskrzydłych imagines (1)[1]: u pozostałych *Sternorrhyncha*, a także u *Auchenorrhyncha* i *Heteroptera* imagines są zawsze uskrzydlone, całkowita utrata skrzydeł u imagines ma miejsce tylko u mszyc i czerwców. Cecha ta ma więc wyraźny charakter synapomorfizmu mszyc

[1] Liczby w nawiasach są odsyłaczem do liczb na rys. 64.

i czerwców, zwłaszcza że bezskrzydłość imagines w innych, nie spokrewnionych grupach owadów ma charakter konwergencji.

Heteronomia skrzydeł (2): cecha ta została prawdopodobnie odziedziczona po wspólnym przodku mszyc i mączlików, gdyż u pozostałych *Sternorrhyncha* oraz u *Auchenorrhyncha* zachowuje się pierwotna homonomia skrzydeł, a nieliczne wyjątki od tej zasady traktować należy jako paralelizm.

Zanik żyłki i trachei kostalnej (3): u pozostałych pluskwiaków zarówno tracheja, jak i żyłka kostalna zawsze występuje i wzmacnia przedni brzeg skrzydła. Ich zanik u mszyc i czerwców wiąże się niewątpliwie z innym mechanizmem wzmacniającym przedni skraj skrzydła (tzw. kostalizacja skrzydła), charakteryzującym wyłącznie mszyce i czerwce.

Długość i struktura wspólnego pnia (4): u mszyc i czerwców wspólny pień, utworzony ze zlania się poszczególnych żyłek, sięga aż do apikalnej części skrzydła (w ten sposób usztywnia on przedni skraj skrzydła, wyręczając niejako brakującą u tych podgrup żyłkę kostalną). U koliszków i mączlików pień ten jest bardzo krótki, ograniczony do nasadowej $^1/_3$ długości skrzydła, a u *Auchenorrhyncha* żyłki nigdy nie zlewają się w jeden wspólny pień. U mszyc i czerwców przekrój poprzeczny pnia ma kształt odwróconej litery „U" (stanowi więc wyraźnie wypukły i wzmocniony fałd błony skrzydłowej); u pozostałych *Sternorrhyncha* przekrój poprzeczny przez wspólny pień ma normalny okrągły kształt (pień ma więc strukturę rurkowatą).

Skośny przebieg swobodnych odcinków żyłek (5): u mszyc i koliszków swobodne odcinki poszczególnych żyłek odchodzą od wspólnego pnia i biegną skośnie w stosunku do osi podłużnej skrzydła; u pozostałych pluskwiaków zachowuje się bardziej plezjomorficzny przebieg żyłek, które biegną mniej lub bardziej równolegle do osi podłużnej skrzydła. Widzimy więc, że cecha ta jest synapomorfizmem wyłącznie mszyc i czerwców, a nie wszystkich *Sternorrhyncha*, jak sądzi Hennig (1969: 234).

Powyższe zestawienie synapomorfizmów skrzydła u mszyc i czerwców nie pokrywa się z podobnym zestawieniem Schlee'a (1969c: 5–6). W zestawieniu Schlee'a brak jest moich synapomorfizmów 1 i 2, a występują natomiast 4 inne, które moim zdaniem, nie mogą być uważane za synapomorfizmy *Aphidiformes*. Są to:

1. Struktura znamienia (pterostigma) — znamię skrzydłowe występuje u mszyc i niektórych czerwców oraz u koliszków, brak go natomiast zawsze u mączlików i pozostałych pluskwiaków. Znamię u mszyc i czerwców różni się tak bardzo od znamienia koliszków, że można mieć wątpliwości czy są to rzeczywiście struktury homologiczne i porównywalne. Dlatego też trudno rozstrzygnąć, które z tych znamion stanowi wyspecjalizowaną, odchyloną, a które plezjomorficzną wersję.

2. Identyczne położenie żyłki sektoralnej (Rs) — twierdzenie Schlee'a że u mszyc i czerwców żyłka sektoralna odchodzi zawsze od znamienia skrzydłowego słuszne jest wyłącznie w odniesieniu do współczesnych mszyc. Zachodzi

więc uzasadnione podejrzenie, że cecha ta nie jest synapomorfizmem tych grup lecz powstała u każdej z nich niezależnie od siebie (paralelizm). Jak dotąd brak zresztą dowodu na to, że u współczesnych czerwców zachowała się żyłka sektoralna, gdyż dane Schlee'a są wątpliwe (p. notka na str. 27).

3. Identyczne miejsce odgałęzienia się żyłki medialnej — twierdzenie Schlee'a, że żyłka medialna odchodzi u mszyc i czerwców od wspólnego pnia zawsze w pobliżu proksymalnego końca znamienia nie odpowiada ani stosunkom u współczesnych mszyc (rys. 30, 31, 33, 34) i czerwców (rys. 63–66), ani tym bardziej stosunkom u mszyc (np. Richards 1966, rys. 13 i 19) i czerwców (Beardsley 1969) kopalnych. Cecha ta nie ma więc charakteru synapomorfizmu mszyc i czerwców.

4. Wąskie pole kostalne o równoległych bokach — cecha ta rzeczywiście charakteryzuje wszystkie mszyce i czerwce ale występuje także i u kopalnych koliszków (*Liadopsyllinae*) i ma być może charakter synplezjomorfizmu a nie synapomorfizmu.

B. Autapomorfizmy skrzydeł u mszyc i czerwców

C e c h y a p o m o r f i c z n e s k r z y d e ł u m s z y c: zanik trachei subkostalnej (8), wspólny pień utworzony jest ze wszystkich żyłek skrzydła przedniego (9), tracheja medialna wchodzi zawsze w skład dolnego pnia (10) — u czerwców cechy te wykształcone są plezjomorficznie: tracheja subkostalna jest zawsze zachowana, nie wszystkie żyłki wchodzą w skład wspólnego pnia, a tracheja medialna łączy się zawsze z górnym pniem.

C e c h y a p o m o r f i c z n e s k r z y d e ł u c z e r w c ó w: zanik znamienia skrzydłowego (11), redukcja liczby haczyków aparatu sczepiającego (12), nierozwidlona żyłka kubitalna (13) — mszyce zachowały plezjomorficzny charakter tych cech: znamię jest zawsze wykształcone, haczyki występują w pełnej liczbie, a żyłka kubitalna ma zawsze dwie gałęzie.

C. Synapomorfizmy skrzydeł u koliszków i mączlików

Z l a n i e s i ę ż y ł k i s u b k o s t a l n e j z k o s t a l n ą (6): u wszystkich pozostałych pluskwiaków żyłka subkostalna zlewa się bądź pozostaje w bliskim związku z żyłką radialną. Zbliżenie się żyłki subkostalnej do żyłki kostalnej (nieliczne mączliki) lub zlanie się tych dwóch żyłek ze sobą (koliszki i pozostałe mączliki) jest więc swoistą i wybitną specjalizacją tych dwóch grup *Sternorrhyncha* i stanowi wzorcowy przykład synapomorfizmu.

K s z t a ł t p o l a k o s t a l n e g o (7): u koliszków i mączlików brzeg przedni skrzydła (C+Sc) jest w nasadowej części charakterystycznie łukowato wygięty, natomiast wspólny pień żyłkowy wygina się w przeciwną stronę, dzięki czemu

powstaje między nimi krótkie i szerokie „soczewkowate" pole kostalne. U mszyc i czerwców pole kostalne jest natomiast długie i wąskie, o równoległych bokach utworzonych przez inne niż u koliszków żyłki. Bardzo trudno rozstrzygnąć, który z obu typów pola kostalnego uznać należy za odchylony, apomorficzny. Podobny typ pola kostalnego co u koliszków spotykamy niekiedy u niektórych *Auchenorrhyncha* (np. u *Cercopidae*), ale jest ono znacznie dłuższe a jego boki utworzone są z innych żyłek (u koliszków i mączlików bok przedni pola tworzą żyłki C i Sc, a bok tylny — żyłki R, M i Cu_1, podczas gdy u *Auchenorrhyncha* bok przedni — żyłka C, a tylny — żyłka Sc lub Sc i R). Dlatego „podobieństwo" to nie ma charakteru synapomorfizmu lecz konwergencji. Ponieważ u form kopalnych koliszków względnie grupy rodowej *Psylliformes* pole kostalne przypomina swym kształtem stosunki u mszyc, możemy ten typ pola kostalnego uznać za plezjomorficzny, a kształt pola kostalnego i jego strukturę u koliszków i mączlików za synapomorfizm tych grup.

D. Autapomorfizmy skrzydeł u koliszków i mączlików

Cechy apomorficzne koliszków: wszystkie żyłki główne łączą się u nasady skrzydła w jeden wspólny pień (14), wszystkie żyłki i brzeg skrzydła są wyraźnie pogrubione, a wokół skrzydła tworzy się rzekoma żyłka brzeżna (15) — mączliki są pod tym względem plezjomorficzne: co najmniej część żyłek zachowuje swą odrębność aż do nasady skrzydła i nie łączy się ze wspólnym pniem, a brzeg i żyłki skrzydła nie są pogrubione.

Cechy apomorficzne mączlików: zanik aparatu sczepiającego skrzydła (16)[1], całkowity zanik znamienia skrzydłowego (17), zanik pola klawalnego, zwłaszcza żyłki analnej (18) i redukcja widełek (rozgałęzień) żyłki medialnej i kubitalnej (19) — koliszki wykazują plezjomorficzny charakter tych cech: aparat sczepiający dobrze wykształcony, znamię skrzydłowe występuje co najmniej u części gatunków, pole klawalne zawsze zachowane i z wyraźną żyłką analną, a żyłki medialna i kubitalna mają zawsze dystalne rozwidlenie.

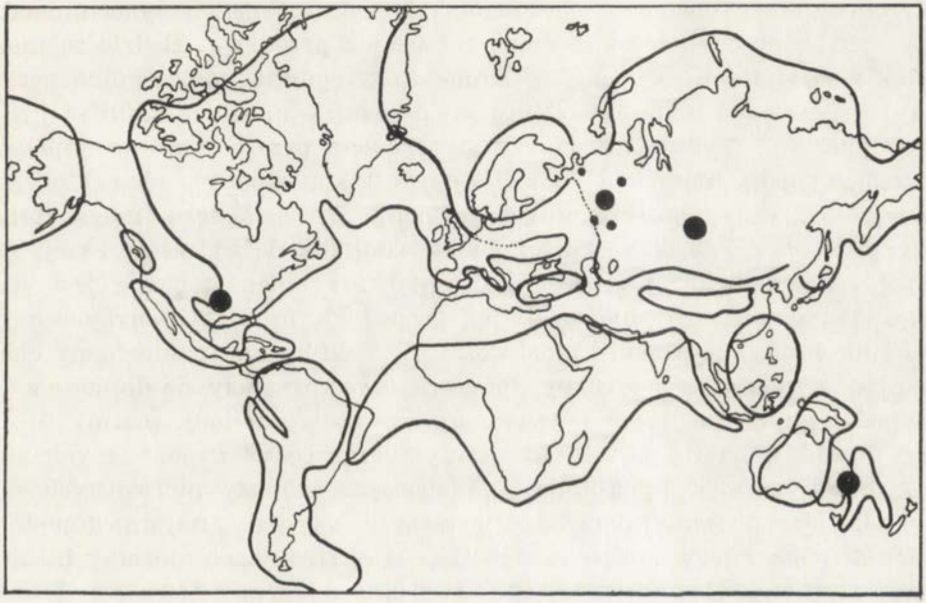
IV. PRZEGLĄD PALEOZOICZNYCH *STERNORRHYNCHA*

Pluskwiaki stanowią jedną ze starszych grup owadów nowożytnych (*Neoptera*); ich początek sięga prawdopodobnie karbonu. Z tego okresu brak jest jednak szczątków kopalnych, których przynależność do pluskwiaków byłaby całkowicie pewna (Evans 1963, Hennig 1969). Pierwsze, całkowicie pewne dane o występowaniu pluskwiaków mamy dopiero z permu. Perm stanowił jeden z najbardziej swoistych i ważnych okresów w historii rozwoju ziemi,

[1] Apomorficzność tej cechy skrzydeł mączlików nie jest jednak całkowicie pewna — patrz uwagi na str. 18.

w którym miały miejsce głębokie przemiany zarówno rzeźby powierzchni i klimatu ziemi, jak też i jej flory i fauny. Na ten okres przypada też pierwsza wielka radiacja pluskwiaków, która dała początek wszystkim ważniejszym podgrupom tych owadów. Jej znaczenie jest nieporównywalne, gdyż zasięg drugiej wielkiej radiacji tych owadów, jaka miała miejsce na przełomie kredy i trzeciorzędu, był znacznie mniejszy. Dlatego też znajomość permskich pluskwiaków i ich właściwa interpretacja systematyczna mają olbrzymie wprost znaczenie dla filogenezy tej grupy owadów.

Pluskwiaki były liczną, szeroko rozmieszczoną i być może nawet jedną z dominujących grup permskich owadów (TILLYARD 1926). Materiały kopalne



Rys. 65. Rozkład lądów w permie i najważniejsze stanowiska permskich *Sternorrhyncha*.

pluskwiaków z tego okresu są stosunkowo bogate i pochodzą z Ameryki Północnej, Europy, Azji i Australii (rys. 65). Około 100 form z dolnego i górnego permu zaliczają paleoentomolodzy do *Sternorrhyncha*. Taka interpretacja tych form jest dość powszechnie akceptowana i w większości przypadków wydaje się być słuszna. Kłopoty zaczynają się dopiero przy próbach zaszeregowania tych form do poszczególnych, znanych współcześnie podgrup *Sternorrhyncha*. Tutaj kończy się jednomyślność paleoentomologów ustępując miejsca charakterystycznej rozbieżności interpretacji i wzajemnie się wykluczającym poglądom.

Paleoentomolog dysponuje zazwyczaj tylko fragmentem lub całym odciskiem skrzydła i jedynie w bardzo rzadkich i wyjątkowych przypadkach — odciskiem ciała lub jego fragmentów. Mając na uwadze jak subtelne i różno-

rodne są różnice stosowane w systematyce neontologicznej do wyróżniania stosunkowo wysokich jednostek systematycznych (rodzin, nadrodzin), stwierdzić należy, że paleontolog stoi przed bardzo trudnym zadaniem. Cechy stanowiące w systematyce neontologicznej podstawę diagnostyki pluskwiaków w materiale kopalnym nie są zazwyczaj widoczne, względnie nie zachowują się i cała uwaga paleoentomologów skupia się z konieczności na budowie i użyłkowaniu skrzydeł. Brak dokładnej analizy morfologiczno-porównawczej skrzydeł współczesnych *Sternorrhyncha*, względnie jej fragmentaryczny i statyczny charakter, uniemożliwiał dotąd stosowanie jednolitych kryteriów oceny, a paleoentomolodzy kierowali się zazwyczaj tzw. ogólnym podobieństwem badanych form, co musiało sprzyjać subiektywnym sądom.

Dla poznania filogenezy poszczególnych podgrup *Sternorrhyncha* nieodzowne jest znalezienie ich bezpośrednich permskich przodków. Będzie to możliwe jedynie wtedy, jeżeli będziemy w stanie zaszeregować poszczególne permskie formy w sposób nie budzący wątpliwości do grup o możliwie najniższej randze taksonomicznej. Wydaje mi się, że stwierdzone przeze mnie w poprzednim rozdziale swoiste tendencje rozwojowe (autapomorfizmy), charakteryzujące ewolucję skrzydeł u poszczególnych podgrup *Sternorrhyncha*, mogą stanowić dobry punkt wyjścia dla bardziej obiektywnej niż dotąd interpretacji permskich przedstawicieli tej grupy pluskwiaków. Problem ten nie jest jednak prosty. Współczesne formy dzieli od permskich form *Sternorrhyncha* długi okres i nie można wykluczyć możliwości, że niektóre autapomorfizmy charakteryzujące współczesne podgrupy *Sternorrhyncha* rozwinęły się dopiero w okresach późniejszych niż perm — tzw. mozaikowatość ewolucji (mamy np. cały szereg dowodów na to, że tak charakterystyczne cechy współczesnych mszyc, jak syfony i ogonek bynajmniej nie charakteryzowały pierwotnych mszyc i są późniejszym nabytkiem, który mszyce uzyskały najprawdopodobniej dopiero w połowie ery mezozoicznej). Z drugiej strony nie możemy także wykluczyć możliwości, że w permie istniały i inne podgrupy *Sternorrhyncha* ewoluujące w zbliżonym kierunku co grupy współczesne, a które wyginęły bezpotomnie na przełomie permu i triasu. Że mogło tak być w istocie, świadczy np. identyczny jak u mszyc los żyłki subkostalnej u górnopermskich *Archescytinidae*. Wszystko to zobowiązuje nas do wzmożonej ostrożności w formułowaniu sądów o pozycji systematycznej tak odległych nam w czasie form jakimi są permskie *Sternorrhyncha*. Formułowanie pochopnych sądów, nie popartych przekonującymi dowodami, daje w efekcie tylko chaos (jaki istnieje np. w przypadku mezozoicznych *Auchenorrhyncha*), który nie tylko że nie przyczynia się do postępu naszego poznania, ale postęp ów nawet hamuje.

W następującym przeglądzie permskich przedstawicieli *Sternorrhyncha* omawiam stanowisko systematyczne tych form w świetle uzyskanych w tej pracy nowych danych o autapomorfizmach w budowie skrzydeł współczesnych podgrup tej grupy pluskwiaków. Podstawę tej analizy stanowią opisy i rysunki permskich form zaczerpnięte z literatury, co chciałbym szczególnie

podkreślić, aby wykluczyć ewentualne nieporozumienia. Podział permskich *Sternorrhyncha* na „rodziny"[1] podaję według najnowszego i wyczerpującego opracowania kopalnych pluskwiaków BEKKER-MIGDISOVEJ (1962), która dzieli permskie Sternorrhyncha na 7 rodzin. Cztery z nich (*Archescytinidae*, *Permaphidopsidae*, *Coleoscytidae* i *Cicadopsyllidae*) znane są z dolnego i górnego permu, a trzy pozostałe (*Protopsyllidiidae*, *Boreoscytidae* i *Pincombeidae*) dopiero od górnego permu. W omówieniu tym szczególnie dużo miejsca poświęcam rodzinie *Archescytinidae*, a to ze względu na uwagę jaką darzyli ją dotąd paleoentomolodzy, oraz rodzinom *Permaphidopsidae* i *Protopsyllidiidae*, gdyż wśród nich kryją się zdaniem autora bezpośredni przodkowie współczesnych podgrup *Sternorrhyncha*.

1. *Archescytinidae* TILLYARD, 1926

Archescytynidy były grupą szeroko rozporzestrzenioną i silnie zróżnicowaną. Były one najliczniejszą grupą permskich *Sternorrhyncha* (znamy 15 rodzajów z około 50 gatunkami), które wymarły na przełomie ery paleozoicznej mezozoicznej. Okres ich największego rozkwitu przypadł prawdopodobnie na dolny perm. W okresie tym były one szeroko rozmieszczone na całej półkuli północnej (Ameryka Północna, Europa, Azja). W górnym permie były wyraźnie mniej liczne (znamy tylko 16 gatunków zaliczanych do 6 rodzajów) i występowały już tylko na krańcach ówczesnych kontynentów (Europa Wschodnia i Australia). W stosunku do form dolnopermskich wykazują także już pewne cechy swoistej specjalizacji.

Do archescytynidów zaliczamy owady stosunkowo niewielkie, długość ich skrzydeł przednich wahała się od 3 do 18 mm, o błoniastych i homonomicznych skrzydłach. Skrzydła przednie (rys. 66–74) miały wydłużone, u nasady nieznacznie zwężone, a w części dystalnej nieco tylko rozszerzone. Żyłka Sc biegnie u dolnopermskich form zawsze równolegle wzdłuż żyłki R+M i R, u górnopermskich form jest zawsze niewidoczna i prawdopodobnie zanikła na skutek zlania się z żyłką radialną. Nasadowe odcinki żyłek Sc i R+M tworzą u dolnopermskich form wyraźne „esowate" wygięcie, które u form górnopermskich zanika lub zaznaczone jest mniej wyraźnie. Żyłka radialna rozwidla się zawsze w części dystalnej skrzydła, tworząc dwa ramiona ograniczające wyraźne znamię skrzydłowe (pterostigmę). Żyłka sektoralna odchodzi od radialnej mniej więcej w połowie długości skrzydła i jest zawsze prosta, nierozwidlona. Żyłka medialna dzieli się na 3, 4, 5 lub więcej gałęzi dystalnych. Zazwyczaj, zwłaszcza u form dolnopermskich, występują dwie żyłki poprzeczne: rs—m i m—cu_1. Żyłka kubitalna (Cu_1) zagina się w swej proksymalnej części w po-

---

[1] „Rodziny" te nie mogą być w żadnym przypadku porównywane z neontologicznymi jednostkami systematycznymi tego samego szczebla. Są to raczej jednostki umowne, pewne „typy użyłkowania skrzydeł", których niejednorodność jest w wielu przypadkach zupełnie oczywista i którą starałem się w niniejszej pracy wykazać.

bliżu R+M i łączy się swym odgiętym końcem proksymalnym z prostą żyłką postkubitalną (Cu_2). Część analna skrzydła (clavus) jest wyraźnie zwężona (brak zawsze rudymentu jugalnego) i ma dwie proste żyłki analne.

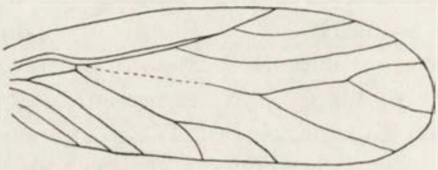
Skrzydła tylne — zachowane jednocześnie z przednimi tylko u *Permoscytina kansasensis* Till. (rys. 75) i *Maueria sylvensis* G. Zal. (rys. 76) — podobne do przednich, nieco tylko od nich szersze i nieznacznie krótsze oraz z bardziej prostym brzegiem przednim. Proksymalna część żyłki kubitalnej



66



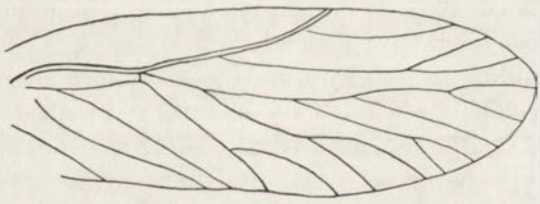
67



68



69



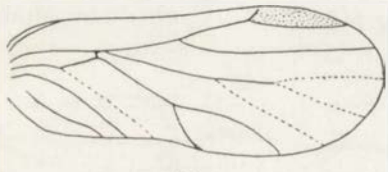
70

Rys. 66–70. Przednie skrzydła dolnopermskich *Archescytinidae*: 66 — *Archescytina permiana* Till. z dolnego permu Ameryki Północnej; 67 — *Permopsylla anomala* Carp. z dolnego permu Ameryki Północnej, 68 — *Permopsyllopsis rossica* G. Zal. z dolnego permu Uralu; 69 — *Paleoscytina brevistigma* Carp. z dolnego permu Ameryki Północnej; 70 — *Uraloscytina multinervosa* B.-M. z dolnego permu Uralu (66 i 67 wg Carpentera, 69 wg Evansa, 68 i 70 wg Bekker-Migdisovej).

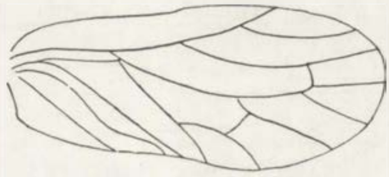
nie zlewa się z żyłką postkubitalną i nie wykazuje owego charakterystycznego wygięcia, w związku z czym żyłka M uchodzi do R w znacznej odległości od żyłki Cu_1. Dość charakterystyczną cechę skrzydeł tylnych tworzy także często rozwidlona na końcu żyłka sektoralna (rys. 76, 79).

Odciski oddzielnych części ciała zachowują się bardzo rzadko i znamy je tylko u niektórych przedstawicieli rodzajów *Archescytina* Till., *Permoscytina* Till. i *Maueria* G. Zal. Wynika z nich, że archescytynidy charakteryzowały

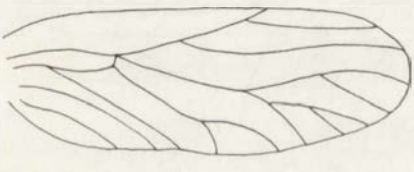
się długimi i wieloczłonowymi (około 25 członów), nitkowatymi czułkami, dość długą, 4-członową ssawką i 3-członowymi stopami. Bekker-Migdisova (1960b) przypisuje im także hypognatyczny typ głowy ale fakt ten nie ma chyba oparcia w jednoznacznych dowodach. U przedstawicieli rodzajów *Permoscytina* Till. i *Archescytina* Till. znaleziono ponadto długie przydatki na odwłoku, które interpretowane jako rurka oddechowa, dały początek zgoła fantastycznej hipotezie o wodnym trybie życia tych owadów (Carpenter 1939). Moim zdaniem bliższa prawdy jest Bekker-Migdisova (1961), która interpretuje te przydatki jako rodzaj skomplikowanego pokładełka służącego do przebijania zwartych tkanek roślinnych. Trudno bowiem wyobrazić sobie te niewielkie owady o delikatnych i błoniastych skrzydłach, które składały



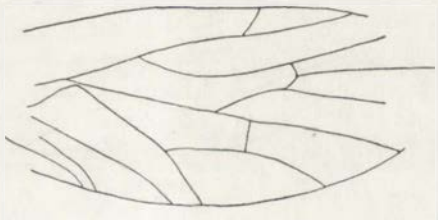
71



72



73



74

Rys. 71–74. Przednie skrzydła górnopermskich *Archescytinidae*: 71 — *Permopsylla melanostigmata* B.-M. z górnego permu Archangielska; 72 — *Archescytina fusca* B.-M. z górnego permu Archangielska; 73 — *Sojanoscytina minor* Mart. z górnego permu Archangielska; 74 — *Bekkerscytina primitiva* Evans z górnego permu Australii (71 — 73 wg Bekker-Migdisovej, 74 wg Evansa).

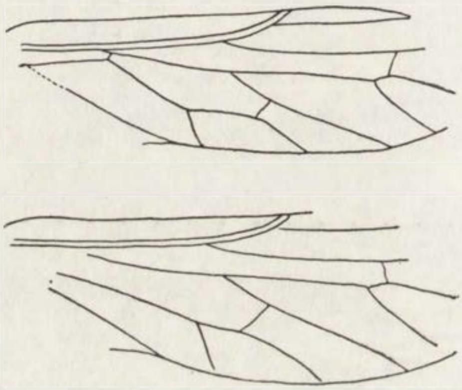
dachówkowato nad odwłokiem, jako owady wodne. Natomiast składanie jaj w tkankach roślinnych, np. w łodygach roślin zielnych, jest u współczesnych pluskwiaków zjawiskiem dość częstym. Bekker-Migdisova uważa permskie archescytynidy za formy lądowe, związane bardzo ściśle z roślinnością porastającą brzegi wód, a ich wymarcie pod koniec permu tłumaczy postępującą arydyzacją klimatu w tym okresie i związanym z tym zanikiem ich środowisk życiowych.

Jak wynika z powyższej charakterystyki cechy budowy ciała i użyłkowania skrzydeł archescytynidów mają wybitnie plezjomorficzny charakter.

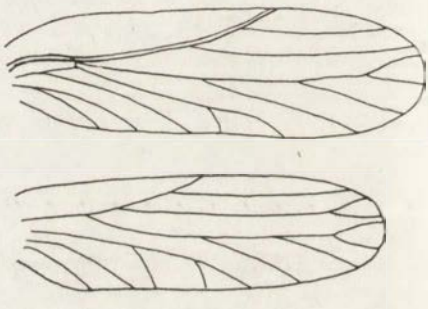
Z teoretycznego punktu widzenia można od nich wyprowadzić prawie każdą ze współczesnych podgrup *Sternorrhyncha*. Nic dziwnego więc, że stały one zawsze w centrum zainteresowania paleoentomologów i hemipterologów i były przedmiotem długotrwałych, do dziś nie rozstrzygniętych sporów i nader rozbieżnych interpretacji.

Zanim jednak przejdę do krytycznej analizy poszczególnych hipotez określających stosunek archesytynidów do poszczególnych grup *Sternorrhyncha*, chciałbym omówić uprzednio problem, który — aczkolwiek nigdy wprost nie stawiany — stanowi jednak wyraźny podskórny nurt wszystkich sporów na temat tych pluskwiaków. Chodzi mianowicie o to czy archescytynidy są grupą jednorodną, czy też dały początek różnym grupom współczesnych pluskwiaków.

Porównując ze sobą wszystkie znane formy, a ściślej mówiąc skrzydła przednie, z tego samego przekroju czasowego stwierdzamy ich dużą zgodność,



75

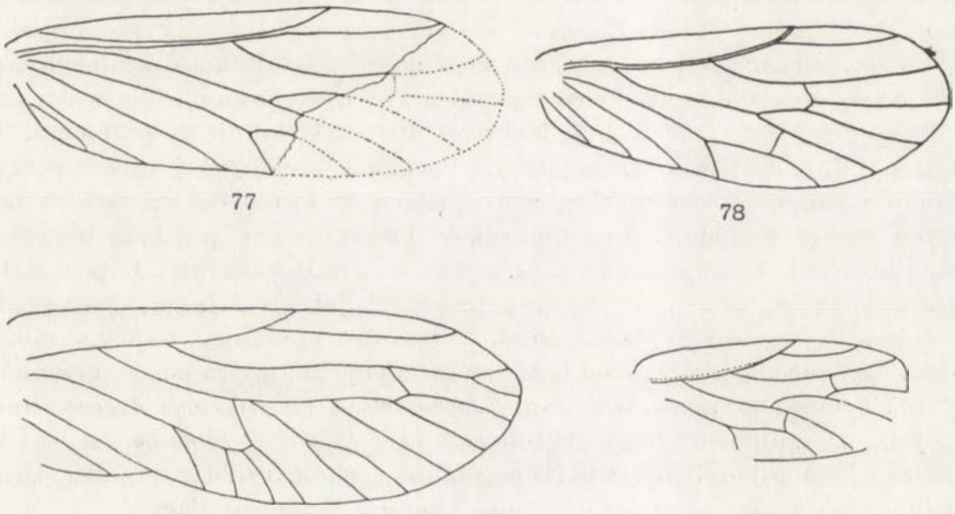


76

Rys. 75, 76. Przednie i tylne skrzydła *Archescytinidae*: 75 — *Permoscytina kansasensis* TILL. z dolnego permu Ameryki Północnej (wg CARPENTERA); 76 — *Maureria sylvensis* G. ZAL. z dolnego permu Uralu (wg ZALEVSKYEGO).

a obserwowane różnice w użyłkowaniu dotyczą raczej szczegółów drugo i trzeciorzędnych. Jedynie między formami dolno i górnopermskimi zachodzą wyraźne i istotne różnice. Dotyczą one głównie sposobu wykształcenia wspólnego odcinka żyłek Sc i R+M oraz samej żyłki Sc. U dolnopermskich form (rys. 66–70) żyłka subkostalna jest zawsze wyraźna i biegnie równolegle do żyłki radialnej, a nasadowe odcinki żyłek Sc i R+M są w charakterystyczny, „esowaty" sposób wygięte. Natomiast u form górnopermskich (rys. 71–74) żyłka subkostalna jest zawsze niewidoczna, gdyż uległa prawdopodobnie całkowitemu zlaniu się z żyłką radialną, podobnie jak to ma miejsce u współczesnych mszyc, a owo charakterystyczne wygięcie żyłek u nasady skrzydła wyraźnie zanika. Te dość istotne różnice mogłyby sugerować niejednorodność archescytynidów (patrz str. 43). Wydaje mi się jednak, że różnice te można wytłumaczyć w spo-

sób niepodważający hipotezy o ich jednorodności, tzn. jako wynik procesu ewolucji filetycznej. Jest rzeczą oczywistą, że skrzydła archescytynidów musiały w ciągu tak długiego okresu jak perm podlegać jakiemuś procesowi ewolucyjnemu, ukierunkowanym przemianom. Moim zdaniem ewolucja użyłkowania u archescytynidów miała pod pewnym względem kierunek zbieżny z ewolucją skrzydeł u mszyc, a mianowicie tendencję do całkowitego zlania się z sobą żyłek Sc i R. O słuszności takiego twierdzenia świadczą wyraźnie już pewne dolnopermskie formy, jak np. *Permopsylla rossica* G. Zal. (rys. 68) i *Paleoscytina brevistigma* Carp. (rys. 69), u których obserwujemy już wyraźne początki tego procesu. Bardzo charakterystyczny jest przy tym fakt, że proces



Rys. 77–80. Tylne (?) skrzydła *Archescytinidae*: 77 — *Lithoscytina cubitalis* Carp. z dolnego permu Ameryki Północnej (wg Carpentera); 78 — *Archescytina permiana* Till. z dolnego permu Ameryki Północnej (wg Carpentera); 79 — *Sojanoscytina ramosa* B.-M. z górnego permu Archangielska (wg Bekker-Migdisovej); 80 — *Austroscytina imperfecta* Evans z górnego permu Australii (wg Evanasa).

zlewania się z sobą obu żyłek zaczyna się od dystalnego ich końca, a więc podobnie jak u czerwców, a nie jak u mszyc. Różny przebieg tego samego procesu u mszyc i archescytynidów świadczy wyraźnie, że mamy tutaj do czynienia z konwergencją. Identyczny proces zachodzi także i w skrzydle tylnym (porównaj rys. 78, 80 i 79). Ten charakterystyczny proces ewolucji użyłkowania skrzydeł u archescytynidów uchodził dotąd uwadze paleoentomologów, którzy (np. Bekker-Migdisova 1960b, 1962) zaliczali dotąd górnopermskie formy do tych samych rodzajów co formy dolnopermskie. Jak widzimy nie jest to uzasadnione i dlatego należy górnopermskie gatunki zaliczane dotąd do ro-

dzajów *Archescytina* Till. i *Permopsylla* Till. wykluczyć z tych rodzajów i ustanowić dla nich nowe odrębne rodzaje.

Uzasadnione wątpliwości budzi także *Lithoscytina cubitalis* Carp. (rys.77) z dolnego permu Ameryki Północnej, w której Carpenter (1933) upatrywał przednie skrzydło najprymitywniejszego pluskwiaka i dla której ustanowił odrębną rodzinę *Lithoscytinidae*. Później, kiedy poznano budowę tylnych skrzydeł u *Permoscytina kansasensis* Till., *Lithoscytina* została dość powszechnie uznana za tylne skrzydło archescytynida, a nazwa *Lithoscytinidae* ogłoszona synonimem *Archescytinidae*. Taka interpretacja tej formy wynika głównie z faktu, że u *Lithoscytina* żyłka Cu_1 nie łączy się z żyłką Cu_2 i nie wykazuje tak charakterystycznego dla przednich skrzydeł archescytynidów wygięcia w pobliżu żyłki R+M. Moim zdaniem interpretacja ta nie jest pewna. Omawiane skrzydło nie zachowało się w całości i na odcisku brak jest części dystalnej skrzydła. Nie wiemy więc nic na temat wykształcenia dystalnego końca żyłki Rs (obecność ewentualnego rozwidlenia) i występowania lub braku żyłek poprzecznych, a więc cech dość istotnych dla rozstrzygnięcia problemu. Niezależnie od tego pewne szczegóły użyłkowania zachowanej części skrzydła wykazują nader istotną różnicę, wyróżniającą tę formę od wszystkich pozostałych archescytynidów. Jest nią całkowicie swobodny przebieg wszystkich żyłek, które nie zlewają się ze sobą nawet u nasady skrzydła. U pozostałych archescytynidów, zarówno w skrzydle przednim, jak i w tylnym, żyłka medialna zlewa się zawsze z żyłką radialną, tworząc nasadowy wspólny odcinek R+M. Tak więc, niezależnie od tego czy formę tę uznamy za odcisk przedniego, czy też tylnego skrzydła, zaliczanie *Lithoscytina* do rodziny *Archescytinidae* nie jest uzasadnione. Jeżeli natomiast pozostawimy *Lithoscytina cubitalis* poza obrębem tej rodziny, wtedy pogląd że archescytynidy stanowią zwartą i jednorodną grupę wydaje mi się uzasadniony i przekonujący.

Wracając do zagadnienia stanowiska systematycznego archescytynidów i ich ewentualnych grup potomnych, stwierdzić należy, że we współczesnej systematyce zwierząt do rzadkości należą już przypadki tak różnych i wzajemnie wykluczających się sądów o jednej i tej samej grupie zwierząt, jak ma to miejsce w przypadku archescytynidów. Dlatego też uważam za celowe oddzielne omówienie poszczególnych hipotez.

Najwcześniej sformułowana została hipoteza, w myśl której archescytynidy stanowią bezpośrednich przodków wszystkich *Homoptera*. Już Tillyard (1926) zaliczył pierwsze opisane przez siebie archescytynidy do różnych grup: rodzaj *Archescytina* i *Permoscytina* do rodziny *Archescytinidae* i *Auchenorrhyncha*, a rodzaj *Permopsylla* do rodziny *Permopsyllidae* i *Sternorrhyncha*. Carpenter (1931, 1933) dostrzega wprawdzie bezzasadność wyodrębniania rodziny *Permopsyllidae* i włącza rodzaj *Permopsylla* do *Archescytinidae*, ale równocześnie tworzy dla tej rodziny oddzielną grupę *Paleorrhyncha*, podkreślając w ten sposób, że nie należy ona ani do *Auchenorrhyncha*, ani też do *Sternorrhyncha* i uważana być musi za przodków wszystkich *Homoptera*, a być

może nawet wszystkich *Hemiptera*. Pogląd ten podzielali początkowo także Evans (1943) i Bekker-Migdisova (1949).

U podstaw tej hipotezy leżał niewątpliwie fakt, że w owym czasie archescytynidy były jedynymi znanymi przedstawicielami kopalnych pluskwiaków z dolnego permu. Obecnie znamy z dolnego permu znacznie więcej pluskwiaków, a co ważniejsze możemy je bez trudu zaklasyfikować bądź jako *Auchenorrhyncha*, bądź też jako *Sternorrhyncha*, a nawet do ich poszczególnych podgrup. *Homoptera* były już więc w dolnym permie silnie zróżnicowane, a rozdział *Homoptera* na *Auchenorrhyncha* i *Sternorrhyncha* nastąpił prawdopodobnie już w karbonie względnie, biorąc pod uwagę tachyteliczność ewolucji *Homoptera*, na przełomie karbonu i permu. *Archescytynidae* znane są natomiast dopiero począwszy od dolnego permu co wyklucza je jako bezpośrednich przodków wszystkich *Homoptera*. Poza tym archescytynidy wykazują już pewne wyraźne cechy sternorynchoidalne, jak np. zapoczątkowany proces kostalizacji skrzydła tylnego (pierwszy krok w kierunku jego redukcji) oraz redukcja pola analnego (clavus), przejawiająca się w braku części jarzmowej (jugum) skrzydła[1], co również wyklucza je jako bezpośrednich przodków *Auchenorrhyncha* i każe nam zaliczyć je już do *Sternorrhyncha*.

Dlatego też zupełnie nieuzasadnione są poglądy, w myśl których archescytynidy są przodkami *Jassoidea* (*Auchenorrhyncha*) względnie stanowić mają nawet wyspecjalizowaną boczną gałąź jednej z rodzin tej grupy *Auchenorrhyncha* (Haupt 1944, Evans 1948, 1956). Przeciwko tym hipotezom przemawiają te same argumenty co przeciwko poprzednio omawianej hipotezie. Poza tym hipoteza ta zakłada, że w dolnym permie nastąpiło już daleko posunięte zróżnicowanie *Auchenorrhyncha* i to nie tylko na dwie podstawowe grupy (*Fulgorodea* i *Cicadodea*), co faktycznie miało miejsce w tym okresie i znajduje uzasadnienie w istniejących materiałach kopalnych, lecz znacznie dalej idące. Haupt (1944) zakłada bowiem istnienie w dolnym permie podziału *Cicadodea*, na trzy grupy: *Cicadoidea, Jassoidea* (= *Cicadelloidea*) i *Cercopoidea*, a Evans (1948, 1956) zakłada nawet, że w tym okresie *Jassoidea* były już zróżnicowane na poszczególne rodziny, z których jedną tworzyły *Archescytinidae* (Evans 1948). Później Evans (1956) zaprzecza temu ale nadal utrzymuje, ża archescytynidy są blisko spokrewnione z *Jassoidea* (= *Cicadelloidea*) i stanowią boczną gałąź rozwojową tej grupy. Poglądy Haupta, a zwłaszcza Evansa, uznać należy za fantazje, którym brak jakichkolwiek uzasadnień. Tym bardziej dziwi fakt, że Evans (1963) nadal podtrzymuje tezę o podobieństwie archescytynidów do *Cicadelloidea*, mimo że sam zalicza je do hipotetycznej grupy „*Protohomoptera*".

---

[1] Martynov (1933), a za nim Evans (1963), przypuszczają jednak, że część jugalna w tylnym skrzydle *Auchenorrhyncha* nie jest cechą plezjomorficzną lecz ich nowym nabytkiem (autapomorfizmem), powstałym przez wtórne rozszerzenie części analnej. Pogląd ten nie został jednak przez nich uzasadniony.

Przynależność archescytynidów do *Sternorrhyncha* nie budzi dzisiaj już wątpliwości i dlatego też Bekker-Migdisova (1960b: 33) wysunęła hipotezę, że *Archescytinidae* stanowią bezpośrednich przodków wszystkich współczesnych *Sternorrhyncha*, co nie przeszkodziło tej autorce na stwierdzenie w tej samej pracy (Bekker-Migdisova 1960b: 101–102) i później (Bekker-Migdisova 1961), że archescytynidy są bezpośrednimi przodkami współczesnych mszyc.[1] Jak to zaznaczyłem już poprzednio, z użyłkowania skrzydeł archescytynidów, można, teoretycznie biorąc, wyprowadzić dowolną grupę współczesnych *Sternorrhyncha*. Nie jest to jednak wystarczający argument na poparcie omawianej tu hipotezy. W okresie, z którego znane są pierwsze archescytynidy, żyły już bowiem grupy będące bezpośrednimi przodkami współcześnie istniejących podgrup, takie jak mszyce, czerwce i chyba także *Psylliformes*, a istniejące fakty wskazują nawet, że niektóre z tych podgrup (np. mszyce) były już wyraźnie zróżnicowane na mniejsze jednostki taksonomiczne. Tak więc znane nam z dolnego permu archescytynidy nie mogą być bezpośrednimi przodkami wszystkich *Sternorrhyncha*, a jedynie tylko przodkami ich części względnie resztką zachowanej jeszcze w permie grupki potomnej tzw. grupy rodowej *Sternorrhyncha*, a nawet tylko jedną z bocznej linii tejże grupy.

W tym też kierunku idzie następna hipoteza, w myśl której od archescytynidów wywodzą się bezpośrednio współczesne mszyce (*Aphidodea*). Początki tej hipotezy odnajdujemy już u Martynova (1933), który omawiając pokrewieństwo tej grupy permskich pluskwiaków zdecydowanie podkreślał ich sternorynchoidalny charakter i podobieństwo do mszyc. Na tej podstawie Mordvilko (1934) twierdzi już zdecydowanie, że mszyce wywodzą się od archescytynidów i podaje hipotetyczny przebieg procesu ewolucji od archescytynidów do mszyc. Hipotezę tę podtrzymuje w pewnym sensie także i Bekker-Migdisova (1960b, 1961), której poglądy są jednak całkowicie niezrozumiałe i sprzeczne z sobą. W tej samej pracy (1966b: 33) twierdzi ona bowiem równocześnie, że archescytynidy są przodkami wszystkich *Sternorrhyncha*, a mszyce wyprowadza od permskiej rodziny *Permaphidopsidae*. Sprzeczności te autorka usiłuje godzić częściowo głosząc tezę, że mszyce (przez co rozumie chyba permskie *Permaphidopsidae*) powstały z drobnych archescytynidów podobnych do rodzaju *Permopsylla* Till., a ogniwem łączącym obie grupy jest według niej rodzaj *Tshekardaella* B.-M. Bekker-Migdisova zdaje się nie dostrzegać wewnętrznej sprzeczności swych wypowiedzi i faktu, że w ten sposób pozbawia uzasadnienia wyróżnione przez siebie rodziny. Przeciwko uznaniu archescytynidów za bezpośrednich przodków mszyc świadczy fakt, że równocześnie z nimi żyły już prawdziwe mszyce (*Kaltanaphis* B.-M.) wyka-

[1] Poglądy Bekker-Migdisovej (1960b, 1961, 1962) stanowią przykład, który w sposób wyjątkowo jaskrawy ilustruje nam bezpłodność „typologicznego" podejścia do systematyki oraz bezwartościowość i subiektywizm kryterium „ogólnego podobieństwa" badanych form.

zujące przy tym nawet wyraźne zróżnicowanie na dwie podgrupy. *Archescytinidae* mogłyby więc stanowić co najwyżej utrzymującą się jeszcze w permie boczną linię rozwojową tzw. grupy rodowej *Aphidodea* lub *Aphidiformes*. Ale i ta ostatnia hipoteza jest mało prawdopodobna i trudna do uzasadnienia (p. str. 44).

Już poprzednio wskazywałem na możliwość interpretacji, w myśl której archescytynidy stanowić by miały boczną gałąź rozwojową grupy rodowej *Sternorrhyncha*, która dotrwała jeszcze do górnego permu. W taki sposób może być zrozumiane wyróżnienie przez Bekker-Migdisovą (1962) grupy *Archescytinaria* (rodziny *Archescytinidae* i *Boreoscytidae*), której autorka ta nadaje identyczną rangę taksonomiczną (infraordo) co pozostałym podgrupom *Sternorrhyncha* i stawia ją na początku przeglądu tej grupy pluskwiaków. Hipoteza taka byłaby w pełni uzasadniona gdyby udało się wykazać na podstawie materiałów kopalnych istnienie w dolnym permie bezpośrednich przodków koliszków (*Psyllodea*) i mączlików (*Aleyrododea*) lub co najmniej *Psylliformes* (wspólnych przodków koliszków i mączlików).

W związku z tym nasuwa się pytanie czy archescytynidy nie są właśnie owymi bezpośrednimi przodkami *Psylliformes*? Z faktu, że w dolnym permie żyły *Aphidiformes* i to zróżnicowane już na mszyce i czerwce, wynika, że w czasie tym żyć musiały także i *Psylliformes*, które łączy z pierwszą grupą stosunek siostrzany. Większość autorów (Heslop-Harrison 1951, Evans 1956, Klimaszewski 1964) datuje jednak powstanie *Psylliformes* na górny perm, upatrując ich w górnopermskiej rodzinie *Protopsyllidiidae*. Jedynie Bekker-Migdisova wyprowadza koliszki i mączliki od dolnopermskiej rodziny *Cicadopsyllidae*. Jako ewentualni przodkowie *Psylliformes* w dolnym permie w grę wchodzą obok wspomnianych już *Cicadopsyllidae*, jedynie *Coleoscytidae* i właśnie *Archescytinidae*. Z listy tej śmiało skreślić możemy *Coleoscytidae* (uzasadnienie p. str. 56). Pozostają nam jedynie *Cicadopsyllidae* i *Archescytinidae*.

Jeżeli porównamy ze sobą górnopermskie archescytynidy z rodziną *Protopsyllidiidae* (której związek z koliszkami wydaje się być pewny), to uderza nas ich duże podobieństwo, a różnice między nimi są raczej niezbyt duże. Niektórzy przedstawiciele rodziny *Protopsyllidiidae* (przodkowie koliszków) zachowują w użyłkowaniu nadal tak bardzo dla archescytynidów charakterystyczne wygięcie żyłki Cu_1 w pobliżu R, a żyłka Cu_1 zlewa się u nich z żyłką Cu_2 (rys. 84, 87) podobnie jak to ma miejsce u archescytynidów. Różnice dotyczą jedynie silnego zwężenia nasady skrzydeł u *Protopsyllidiidae* oraz faktu, że żyłka medialna zlewa się u nich w przeciwieństwie do archescytynidów nie z żyłką radialną lecz z kubitalną, a żyłki analne zlewają się ze sobą swymi dystalnymi końcami. Niektóre z tych cech (zbliżenie M do Cu_1) zaznaczają się także u górnopermskich archescytynidów (rys. 72–74). *Protopsyllidiidae* są więc grupą kopalnych *Sternorrhyncha*, których użyłkowanie nawiązuje bezpośrednio do użyłkowania archescytynidów, co zdaje się uchodziło dotąd uwadze większości paleoentomologów, którzy byli skłonni dopatrywać się raczej po-

wiązań między archescytynidami a mszycami, a nie koliszkami. Hipoteza, że archescytynidy stanowią bezpośrednich przodków *Psylliformes* byłaby więc nawet lepiej uzasadniona niż inne omawiane dotąd hipotezy. Przyjęcie tej hipotezy wymagałoby jednak szczególnie troskliwego uzasadnienia, a to ze względu na jej daleko idące konsekwencje. W myśl takiej hipotezy archescytynidy byłyby grupą niejednorodną (dolnopermskie formy byłyby przodkami zarówno górnopermskich archescytynidów, jak i protopsylidiidów), co, jak wspomniałem już uprzednio, jest trudne do udowodnienia i raczej niesłuszne. Dlatego też hipoteza ta, aczkolwiek interesująca, może być rozpatrywana poważnie tylko wtedy, jeżeli uda się z całą pewnością wykluczyć *Cicadopsyllidae* jako przodków *Psylliformes* i zaszeregować pozostałe grupy tzw. linii psyloidalnej w uzasadniony i przekonujący system. Jeżeli więc poświęciłem tej hipotezie tyle miejsca, to uczyniłem to tylko dla pełności obrazu omawianych hipotez i dla wykazania, jak różnorodnie interpretować możemy formy o przeważających cechach plezjomorficznych. *Archescytinidae* należą bowiem do tej linii rozwojowej pierwotnych *Sternorrhyncha*, która zachowała plezjomorficzne cechy użyłkowania skrzydeł.

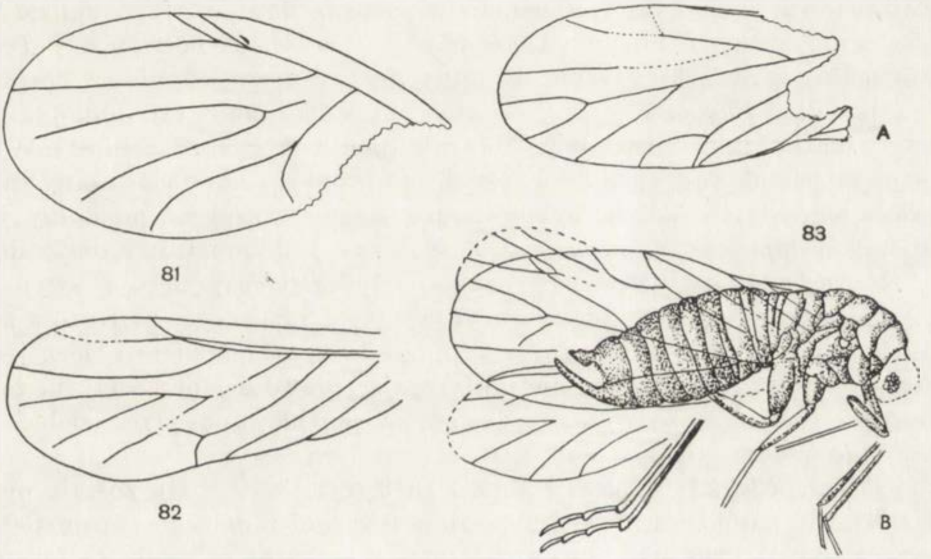
Spośród omówionych powyżej hipotez dotyczących archescytynidów najbardziej prawdopodobna w świetle obecnie dostępnych danych wydaje mi się ta, w myśl której stanowią one jedno z bocznych odgałęzień tzw. psyloidalnej linii rozwojowej, która zachowała w budowie skrzydeł wiele cech charakterystycznych dla całej grupy rodowej *Sternorrhyncha*. Z całą pewnością odrzucić możemy hipotezy w myśl których archescytynidy są przodkami całej grupy *Homoptera* lub całej grupy *Sternorrhyncha*, przodkami którejś z grup *Auchenorrhyncha* lub przodkami *Aphidodea*.

2. *Permaphidopsidae* Bekker-Migdisova, 1960

Ta niewielka grupa permskich pluskwiaków obejmuje tylko dwie dolnopermskie i jedną górnopermską formę i uważana jest powszechnie (Bekker-Migdisova 1960a, 1960b, 1961, 1962, Evans, 1963, Richards 1966, Heie 1967) za bezpośrednich przodków mszyc, względnie (Hennig 1969, Schlee 1969c) mszyc i czerwców (*Aphidiformes*). Ze względu na to że jej przedstawicieli zaliczyć można z dużą dozą prawdopodobieństwa do współcześnie istniejących podgrup *Sternorrhyncha*, ma ona nieocenione wprost znaczenie dla filogenezy tej grupy pluskwiaków. Ponieważ moim zdaniem nie jest to grupa jednorodna, omówię należące do niej formy oddzielnie.

Kaltanaphis permiensis B.-M., 1960 (rys. 81) została opisana z dolnego permu okolic Kuźniecka na podstawie odcisku fragmentu przedniego skrzydła. Fragment ten obejmuje całą dystalną część skrzydła z widocznymi żyłkami R, Rs, M, Cu_1 i Sc. Brak jest natomiast części proksymalnej z polem analnym (clavus). Ta niekompletność skrzydła spowodowała, że większość autorów nie

wypowiadała się na temat stanowiska systematycznego tej dolnopermskiej formy. Moim zdaniem mamy tu jednak do czynienia z formą, której przynależność do mszyc (*Aphidodea*) zdaje się nie ulegać najmniejszej wątpliwości, o czym świadczą niezbicie wszystkie cechy użyłkowania tej formy. Już sam kształt skrzydła, które jest w części dystalnej wyraźnie rozszerzone, a w proksymalnej silnie zwężone wskazuje, mimo braku danych o skrzydle tylnym, że mamy tu do czynienia z formą o wybitnie heteronomicznych skrzydłach typu mszyc. Silnie zredukowane użyłkowanie, obecność znamienia skrzydłowego, zanik nasadowej części żyłki medialnej oraz sposób w jaki żyłka medialna i kubitalna tworzą wspólny proksymalny pień żyłkowy (R + Rs + M + Cu_1)



Rys. 81–83. Przedstawiciele permskiej rodziny *Permaphidopsidae*: 81 — Przednie skrzydło *Kaltanaphis permiensis* B.-M. z dolnego permu Zagłębia Kuźnieckiego; 82 — Przednie skrzydło *Permaphidopsis sojanensis* B.-M. z górnego permu Archangielska; 83 — *Tshekardaella tshekardaensis* B.-M. z dolnego permu Uralu: A — rekonstrukcja przedniego skrzydła, B — rekonstrukcja całego owada (wszystkie rys. wg Bekker-Migdisovej).

odpowiadają całkowicie prymitywnemu użyłkowaniu przedniego skrzydła mszyc i wykluczają jednoznacznie możliwość pokrewieństwa tej formy z grupą *Psylliformes* (koliszki + mączliki). Wszystkie dotąd wymienione cechy, z wyjątkiem kształtu skrzydła, nie wykluczają jednak przynależności tej formy do czerwców (*Coccodea*) lub *Aphidiformes* (wspólni przodkowie mszyc i czerwców). O tym, że mamy w przypadku *Kaltanaphis* do czynienia z mszycą, a nie czerwcem, świadczy sposób wykształcenia żyłki subkostalnej. Żyłka ta jest u *Kaltanaphis permiensis* zachowana jedynie w swej części dystalnej i uległa na całej pozostałej długości całkowitemu zlaniu się z żyłką radialną, co właśnie charakteryzuje mszyce (autapomorfizm mszyc — p. str. 31), a nie czerwce.

Obecność rudymentu Sc, sposób wykształcenia Rs oraz niezbyt daleko posunięty proces kostalizacji skrzydła nadają tej formie plezjomorficzny charakter, wyróżniający ją wyraźnie od skrzydeł współczesnych mszyc i górnotriasowej *Triassoaphis cubitis* Evans (rys. 2). *Kaltanaphis permiensis* wykazuje jednak także cechy wyspecjalizowane, a mianowicie redukcję żyłki medialnej, która dzieli się tylko na dwie gałęzie dystalne: M_{1+2} i M_{3+4}. Większość współczesnych mszyc oraz *Triassoaphis cubitis* są pod względem tej cechy bardziej plezjomorficzne niż *Kaltanaphis*. Fakt ten ma doniosłe znaczenie dla filogenezy mszyc. Jeżeli w przypadku *Kaltanaphis permiensis* mamy do czynienia rzeczywiście z mszycą, w co nie ma raczej powodów wątpić, wtedy przyjąć musimy konsekwentnie, że mszyce były już w dolnym permie zróżnicowane co najmniej na dwie grupy. Od *Kaltanaphis* nie można bowiem wyprowadzić większości współczesnych mszyc (*Aphidoidea*), a nawet górnotriasowej *Triassoaphis cubitis* w związku z czym uważany on być może jedynie za bezpośredniego przodka *Phylloxeroidea*. Na takie sklasyfikowanie tej dolnopermskiej formy wskazuje także i kształt jej skrzydła (porównaj rys. 28, 29 i 81). Wynika z tego, że postulowany przez niektórych autorów stosunek siostrzany między *Phylloxeroidea* i *Aphidoidea* byłby bardzo stary i sięgał aż po dolny perm. Tak śmiałą hipotezę wypowiedział dotychczas jedynie Heie (1967) sugerując, że *Adelgidae* (współczesna rodzina *Phylloxeroidea*) sięgają swymi początkami permu. Na marginesie warto przy tym zaznaczyć, że Heie w swoim drzewie rodowym mszyc nie uwzględnia *Kaltanaphis permiensis* lecz jedynie *Triassoaphis cubitis*[1] z triasu, nie dostrzegając prawdopodobnie faktu, że *Kaltanaphis* stanowić może wyraźny dowód na postulowaną przez siebie „starość" *Adelgidae*.

Tshekardaella tshekardaensis B.-M., 1948 (rys. 83 A i B). została opisana na podstawie kompletnego odcisku ciała i skrzydeł z dolnego permu Čekardy na rzece Sylve (Priural'e). Bekker-Migdisova (1948) zaliczyła tę formę początkowo do rodziny *Cicadopsyllidae*, a następnie (Bekker-Migdisova 1960b) z pewnymi zastrzeżeniami, do rodziny *Permaphidopsidae*. Hennig (1969: 247) stwierdza natomiast, że zarówno opis jak i rysunki tej formy nie dostarczają przekonujących dowodów, które przemawiałyby za przynależnością tej formy do *Permaphidopsidae*, a nie do *Archescytinidae*, zwłaszcza, że *Tshekardaella* ma, podobnie jak *Archescytina permiana*, 3-członowe stopy.

Zanim więc omówię stanowisko systematyczne *Tshekardaella*, wypada mi wpierw ustosunkować się do problemu budowy stóp pierwotnych *Sternorrhyncha*. Do autapomorfizmów *Sternorrhyncha* zalicza Hennig (1969: 234) m. in. także i redukcję członów stóp. To stwierdzenie Henniga jest niezrozumiałe i nielogiczne, gdyż stoi w rażącej sprzeczności z jego własną definicją autapomorfizmu. Hennig nie neguje przecież przynależności *Archescytynidae* (cha-

---

[1] Heie (1967: 247, fig. 87) zalicza *Triassoaphis cubitus* do *Aphidoidea*, a nie jak to sugeruje Hennig (1969: 344, Abb. 128) do *Phylloxeroidea*.

rakteryzujące się o ile wiadomo m. in. właśnie 3-członowymi stopami) do *Sternorrhyncha*. Niezależnie więc od tego jak zinterpretujemy archescytynidy — czy jako grupę rodową wszystkich *Sternorrhyncha* (bądź jej wymarłą boczną gałąź), czy też jako grupę rodową tylko części *Sternorrhyncha* — pozostaje fakt, że niektóre dolnopermskie *Sternorrhyncha* miały jeszcze wyraźnie 3-członową stopę. Dlatego też nie można uważać redukcji członów stóp za autapomorfizm *Sternorrhyncha*, gdyż wszystko wskazuje na to, że redukcja ta zaszła u różnych podgrup *Sternorrhyncha* niezależnie od siebie na drodze konwergencji (paralelizmu). Budowa stopy znana jest zaledwie u kilku przedstawicieli permskich *Sternorrhyncha*: u *Archescytina permiana* Till. (*Archescytinidae*), *Tshekardaella tshekardaensis* B.-M. (*Permaphidopsidae*) i *Coleoscyta rotundata* Mart. (*Coleoscytidae*)[1], ale fakt, że należą one do różnych podgrup *Sternorrhyncha* jest dostatecznym dowodem na to, że 2-członowa stopa współczesnych *Sternorrhyncha* nie została odziedziczona po wspólnym przodku. Tym bardziej, że sądząc według rysunku Bekker-Migdisovej (1960b: 38, rys. 12b) *Coleoscyta rotundata* Mart. ma już wyraźnie 2-członowe stopy typu współczesnych mszyc: krótki człon proksymalny i bardzo długi człon dystalny, zakończony dwoma pazurkami. Tego rodzaju redukcje narządów na drodze konwergencji są u *Sternorrhyncha* zjawiskiem dość częstym, że wspomnę tylko redukcję drugiego członu stopy u samic czerwców i niektórych mszyc (*Tetraneurini*), redukcję aparatu gębowego u samców czerwców i niektórych mszyc (osobniki obupłciowe u *Pemphigidae*, samce u *Stomaphis* Walk.), drastyczną redukcję tylnej pary skrzydeł u czerwców i niektórych mszyc (*Setaphidinae*) itp. Tak więc 3-członowe stopy u *Tshekardaella* nie mogą stanowić wiarygodnego argumentu na rzecz ich przynależności do archescytynidów. Skrzydła *Tshekardaella* przypominają wprawdzie w swych zasadniczych cechach skrzydła archescytynidów, ale wykazują równocześnie szereg cech wyspecjalizowanych, ze względu na które nie można tej formy zaliczyć do *Archescytinidae*. Są to: wyraźnie już zarysowana heteronomia skrzydeł (skrzydło tylne jest wyraźnie krótsze od przedniego), brak charakterystycznego dla archescytynidów wygięcia proksymalnej części żyłki kubitalnej oraz znaczne oddalenie nasady żyłki medialnej od nasady żyłki kubitalnej, a także brak żyłki subkostalnej, która u dolnopermskich archescytynidów zawsze wyraźnie występuje. Chociaż użyłkowanie nasadowej części skrzydła, a zwłaszcza pola analnego (clavus) jest niewyraźne i zatarte, niemniej jednak z widocznego przebiegu żyłki postkubitalnej (Cu_2) można wywnioskować, że nie łączy się ona z żyłką kubitalną (Cu_1) lecz uchodzi niezależnie od niej do wspólnego pnia. Wbrew sugestii Henniga, wszystkie te cechy świadczą, że *Tshekardaella tshekardaensis* nie może być zaliczana do *Archescytinidae*. Jej stanowisko systematyczne jest jednak

---

[1] Bekker-Migdisova (1960b: 50, rys. 23) rysuje 3-członowe stopy także u *Scytoneura elliptica* Mart. (rekonstrukcja), ale jest to tylko domniemanie nie poparte dowodami, gdyż w opisie tej formy autorka pisze (str. 49): „stopa nie zachowała się".

nadal niejasne. Pewne cechy użyłkowania skrzydeł *Tshekardaella*, a mianowicie wyraźne oddalenie od siebie nasadowych odcinków żyłek M i Cu_1, sugerują powinowactwo z grupą *Aphidiformes*. Przeciwko przynależności *Tshekardaella* do grupy rodowej *Aphidiformes* świadczy jednak istnienie w tym czasie już mszyc (*Kaltanaphis*). Tak więc *Tshekardaella* mogłaby co najwyżej należeć do utrzymującej się nadal przy życiu jednej z bocznych gałęzi grupy rodowej *Aphidiformes*, względnie do grupy rodowej czerwców (*Coccodea*). Hipoteza, że mamy tutaj do czynienia z najprymitywniejszym czerwcem jest bardzo pociągająca i nie do wykluczenia, gdyż za taką interpretacją tej formy przemawia sposób wykształcenia żyłki medialnej, charakterystyczny dla czerwców (porównaj np. rys. 57B i 63B).

Permaphidopsis sojanensis B.-M., 1960 (rys. 82). Formę tę, opisaną na podstawie odcisku przedniego skrzydła z górnego permu rzeki Sojany w okolicach Archangielska, większość paleoentomologów (np. BEKKER-MIGDISOVA 1960b, 1962; EVANS 1903) i afidologów (np. RICHARDS 1966, HEIE 1967) uważa za bezpośredniego przodka współczesnych mszyc. Jedynie SCHLEE (1969c) i Hennig (1969) skłonni są raczej widzieć w niej wspólnego przodka zarówno mszyc, jak i czerwców, czyli przedstawiciela grupy rodowej *Aphidiformes*. Wprawdzie to co pisze HENNIG (1969: 237) na temat relacji między *Permaphidopsis* a *Triassoaphis* i współczesnymi mszycami jest, oględnie mówiąc, nieporozumieniem i wymownie świadczy, jak trudno jest niespecjaliście zorientować się w subtelnych różnicach dzielących współczesne podgrupy *Sternorrhyncha* — to nie mniej jednak jego zastrzeżenia co do przynależności tej formy do *Aphidoidea* nie są pozbawione podstaw. Z porównania rys. 81 i 82 wynika wyraźnie, że górnopermski *Permaphidopsis* jest pod wieloma względami bardziej plezjomorficzny niż dolnopermska *Kaltanaphis*. Pewne jego cechy wskazują natomiast na wyraźną specjalizację w kierunku charakterystycznym dla czerwców (*Coccodea*). Są to głównie sposób wykształcenia żyłki subkostalnej i kubitalnej. U *Permaphidopsis* żyłka subkostalna zachowuje, w przeciwieństwie do *Kaltanaphis*, swą niezależność prawie na całej swej długości z wyjątkiem dystalnego końca, który zlewa się z żyłką radialną. Ten sposób wykształcenia żyłki subkostalnej charakteryzuje właśnie czerwce (autapomorfizm czerwców — p. str. 28), a nie mszyce. U współczesnych mszyc żyłka subkostalna nigdy nie występuje, nawet brak jest u nich śladów trachei odpowiadającej tej żyłce (rys. 56, 57). Natomiast u czerwców zachowuje się zawsze proksymalny odcinek żyłki subkostalnej (p. rys. 58–62), a jej odcinek dystalny zlewa się z żyłką radialną, co wynika dość wyraźnie z przebiegu trachei w skrzydle czerwców (rys. 63B). Za taką interpretacją *Permaphidopsis* przemawia także zaznaczający się już u tej formy początek redukcji żyłki kubitalnej, która, w przeciwieństwie do mszyc, u większości współczesnych czerwców uległa całkowitej lub częściowej redukcji (zachowuje się jednak tracheja odpowiadająca tej żyłce). Znaczenie tej ostatniej cechy nie jest wprawdzie tak istotne, gdyż brak jest pewności co do tego, że odcisk skrzydła *Permaphidopsis* przedstawia

wiernie przebieg Cu i M_{3+4}. Jednak wymowa pierwszej z omawianych tutaj cech jest tak jednoznaczna, że moim zdaniem mamy w przypadku *Permaphidopsis sojanensis* do czynienia z przedstawicielem *Coccodea* lub co najmniej z przedstawicielem grupy rodowej *Coccodea*.

Z powyższego przeglądu „rodziny" *Permaphidopsidae* wynika wyraźnie jej niejednorodność (polifiletyzm), gdyż obejmuje ona przedstawicieli różnych grup *Sternorrhyncha* (czerwce i część mszyc) o niejednakowej randze taksonomicznej. *Kaltanaphis* B.-M. należy już wyraźnie do *Aphidodea*, a co najważniejsze nie może być interpretowany jako przodek wszystkich mszyc i należy już najprawdopodobniej do grupy rodowej *Phylloxeroidea*. W związku z tym konieczne jest wyodrębnienie tego rodzaju z rodziny *Permaphidopsidae* i ustanowienie dla niego nowej jednostki taksonomicznej rangi rodziny. Rodzaj *Permaphidopsis* B.-M. należy natomiast, wbrew dotychczasowym poglądom, nie do mszyc lecz do *Coccodea*. Pozycja systematyczna rodzaju, dla której proponuję nazwę *Kaltanaphididae* fam. nov. *Tshekardaella* B.-M. pozostaje nadal niejasna, chociaż niektóre jego cechy sugerują pokrewieństwo z czerwcami. W żadnym jednak przypadku nie należy on do archescytynidów. W związku z powyższym rodzinę *Permaphidopsidae* sensu mihi należy wykreślić z listy potencjalnych przodków mszyc, gdyż stanowi ona najprawdopodobniej jeden z etapów linii rozwojowej prowadzącej do współczesnych czerwców.

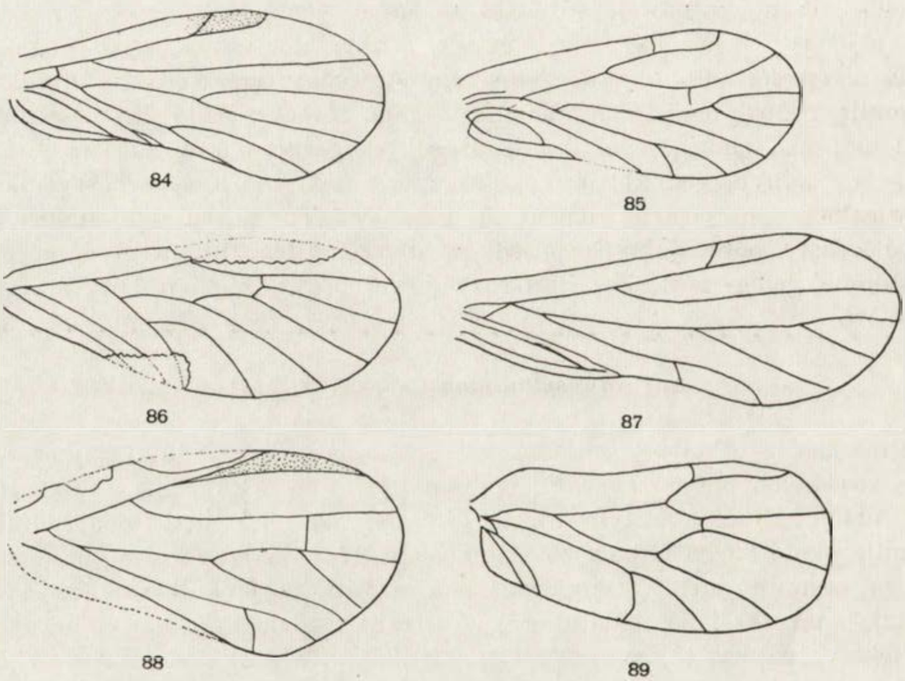
3. *Protopsyllidiidae* Carpenter, 1931

Prakoliszki (*Protopsyllidiidae*) są obok archescytynidów najliczniejszą grupą kopalnych *Sternorrhyncha* i podobnie jak one są przedmiotem spornych interpretacji. W najszerszym ujęciu (Evans 1956) rodzina *Protopsyllidiidae* obejmuje około 35 gatunków zaliczanych do 27 rodzajów, które znane są od górnego permu po jurę. Występowały one zarówno na półkuli północnej (Europa, Azja), jak też i na południowej (Australia), gdzie były nawet liczniejsze. Największy rozkwit tej grupy przypada na górny perm, w triasie były już wyraźnie mniej liczne, a z jury znamy zaledwie dwie formy z dolnego liasu Azji Środkowej.

W ujęciu Evansa jest to jednak grupa niejednorodna, obejmująca bliżej niespokrewnione ze sobą formy. Wydaje mi się, że takie formy jak *Archipsylla liasana* Handl., rodzaj *Liadopsylla* Handl., *Tripsyllidium wadei* Evans i *Eopsyllidium delicatulum* Dav. (rys. 89), nie mogą być zaliczane do tej rodziny. W przypadku *Archipsylla liasana* istnieją poważne wątpliwości czy skrzydło to zostało wiernie narysowane przez Handlirscha (Evans 1956: 234) i o właściwej interpretacji tej formy zadecydować może dopiero rewizja typu. Nie wydaje mi się jednak prawdopodobne aby forma ta należała do *Protopsyllidiidae*. Dla jurajskiego rodzaju *Liadopsylla* Handl. (3 gatunki z liasu Europy i Azji) Martynov (1926) ustanowił odrębną rodzinę *Liadopsyllidae*, którą

Bekker-Migdisova (1962) zalicza wprost do koliszków. Podobnie interpretuje ten rodzaj i Klimaszewski (1964, 1969). Tylko Hennig (1969) jest zdania, że *Liadopsylla* może jeszcze należeć nawet do grupy rodowej *Psylliformes* (koliszki + mączliki). Ten pogląd Henniga nie jest słuszny i nie znajduje uzasadnienia ani w użyłkowaniu ich skrzydeł, ani w budowie ciała, zwłaszcza czułków.

Pozycja systematyczna pozostałych form (*Eopsyllidium* i *Tripsyllidium*) była już wątpliwa w chwili ich opisania, a Davis (1942) i Evans (1956) nie byli w stanie rozstrzygnąć czy opisywane przez nich odciski przedstawiają skrzydło przednie, czy tylne. Obie formy różnią się od pozostałych prakolisz-



Rys. 84–89. Przednie skrzydła permskich *Protopsyllidiidae*: 84 — *Protopsyllidium sinuatum* Davis z górnego permu Australii; 85 — *Permotheella scytinopteroides* Davis z górnego permu Australii; 86 — *Psocopsyllidium media* Davis z górnego permu Australii; 87 — *Tomiopsyllidium iljenskiense* B.-M. z górnego permu Zagłębia Kuźnieckiego; 88 — *Permothea latipennis* Till. z górnego permu Australii; 89 — *Eopsyllidium delicatulum* Davis z górnego permu Australii (88 — 90 i 93 wg Davisa, 91 wg Bekker-Migdisovej, 92 wg Evansa).

ków głównie tym, że żyłka kubitalna i medialna nie łączą się swymi proksymalnymi odcinkami w jeden wspólny odcinek nasadowy ($M+Cu_1$), a żyłka kubitalna biegnie niezależnie od tzw. żyłki podstawowej aż do nasady skrzydła (porównaj rys. 86 i 89). Są to cechy, które różnią te formy także od współczesnych koliszków, a zbliżają je do mączlików. Moim zdaniem rodzaj *Eopsyl-*

lidium DAVIS i *Tripsyllidium* EVANS należy wydzielić z rodziny *Protopsyllidiidae* w odrębną jednostkę o randze rodziny, dla której proponuję nazwę *Eopsyllidiidae* fam. nov. Takie cechy tych form, jak postępująca redukcja żyłki medialnej, brak żyłki postkubitalnej i daleko posunięta redukcja pola analnego i żyłek analnych, stawiają te formy w bliskim sąsiedztwie mączlików (*Aleyrododea*) i dlatego można by je uważać za bezpośrednich przodków tych pluskwiaków. Trzeba jednak podkreślić, że przeciwko takiej hipotezie przemawia fakt, że u obu omawianych form brak jest żyłki subkostalnej. Tymczasem ewolucję użyłkowania skrzydeł mączlików charakteryzuje wyraźnie obecność żyłki Sc (porównaj rys. 17 i 22).

W nowym ujęciu *Protopsyllidiidae* obejmują tylko 26 form z górnego permu Australii, Azji i Europy Wschodniej (Archangielsk), triasu Australii i Azji Środkowej oraz dolnego liasu Azji Środkowej, z czego 73 % przypada na górny perm, około 20 % na trias, a tylko 7 % na jurę. Jest to grupa bardzo jednorodna i w zasadzie mało zróżnicowana. Dlatego rację ma niewątpliwie BEKKER-MIGDISOVA (1960a) kwestionując zasadność wyróżnienia wielu rodzajów.

Do *Protopsyllidiidae* należą drobne owady o błoniastych i wyraźnie heteronomicznych skrzydłach (długość skrzydeł przednich od 2 do 5–6 mm). Skrzydła przednie (rys. 84–88) wydłużone, u nasady bardzo silnie przewężone, a w części apikalnej silnie rozszerzone; wyjątkowo owalne, podobne do współczesnych koliszków. Pole kostalne przeważnie wąskie i wydłużone, rzadziej wyraźnie rozszerzone i krótkie. Żyłka subkubitalna niewidoczna, zachowuje się tylko wyjątkowo (rys. 85) w postaci krótkiego proksymalnego odcinka. Żyłka radialna prosta, obejmuje swym dystalnym rozwidleniem mniej lub bardziej wyraźnie wykształcone znamię. Żyłka sektoralna łukowato wygięta lub prosta, odchodzi od żyłki radialnej w różnym oddaleniu od nasady skrzydła, wyjątkowo (u *Permoscytina* DAVIS) na końcu rozwidlona. Żyłka medialna dzieli się u górnopermskich form (wyjątek: *Protopsyllidium* TILL.) na trzy (M_1, M_2 i M_{3+4} tylko wyjątkowo u *Psocoscytina* DAVIS na M_{1+2}, M_3 i M_4!), a u triasowych i jurajskich form na dwie (M_{1+2}i M_{3+4}) gałęzie dystalne. Proksymalny odcinek żyłki medialnej zlewa się z proksymalnym odcinkiem żyłki kubitalnej, tworząc wspólną żyłkę $M+Cu_1$, która następnie łączy się z żyłką radialną w tzw. żyłkę podstawową ($R+M+Cu_1$). Żyłka kubitalna dzieli się na dwie dystalne gałęzie (Cu_{1a} i Cu_{1b}), a jej proksymalny koniec (zlany z M) łączy się często charakterystycznym wygięciem z żyłką postkubitalną (rys. 84, 85, 87), rzadziej zaś uchodzi do żyłki podstawowej niezależnie od żyłki postkubitalnej (rys. 86, 88). Pole analne (clavus) przeważnie silnie zredukowane, oddzielone od reszty skrzydła głęboką bruzdą klawalną (Cu_2) na skutek czego często odłamuje się od reszty skrzydła (rys. 88) i nie zachowuje się w stanie kopalnym. Żyłki analne łączą się swymi dystalnymi odcinkami i tworzą charakterystyczne widełki. W skrzydle przednim zachowuje się najwyżej tylko jedna żyłka poprzeczna i to przeważnie rs-m, wyjątkowo zaś m-cu_1.

Skrzydła tylne są wyraźnie krótsze od przednich[1] i przypominają tylne skrzydła współczesnych koliszków. Różnią się od nich jednak wyraźnie wklęsłym brzegiem kostalnym i bardziej zaokrąglonym brzegiem apikalnym. Użyłkowanie tylnych skrzydeł nie jest dokładnie poznane, gdyż nieliczne odciski tych skrzydeł przykryte są skrzydłem przednim, co zaciera obraz ich użyłkowania. Z widocznych szczegółów odnotować warto, że podobnie jak u współczesnych koliszków, charakteryzuje je prosta i nie rozwidlona żyłka medialna oraz szeroko rozstawione gałęzie żyłki kubitalnej.

Nieliczne zachowane fragmenty ciała nie dostarczają, niestety, żadnych danych odnośnie do budowy ssawki, czułków i stóp, a przynależność do prakoliszków dwóch opisanych przez Evansa niekompletnych odcisków głowy jest wątpliwa. Evans (1943: 196, rys. 54) zalicza do prakoliszków także dość dobrze zachowaną nimfę z górnego permu Australii. Nimfa ta przypomina opisane z górnego permu „puparium" *Permaleurodes rotundatus* B.-M. i różni się od niego wyraźnie obecnością oczu złożonych oraz wyodrębnioną głową.

Jak wynika z powyższej charakterystyki, prakoliszki uznać możemy za grupę jednorodną. Obecność u wielu górnopermskich form charakterystycznego wygięcia proksymalnego odcinka żyłki kubitalnej (ściślej żyłki $M+Cu_1$), który zlewa się z proksymalnym odcinkiem żyłki postkubitalnej, zbliża prakoliszki wyraźnie do archescytynidów. Natomiast zlanie się proksymalnych odcinków żyłek M i Cu_1 we wspólną żyłkę $M+Cu_1$ wyróżnia je wyraźnie spośród permskich *Sternorrhyncha* i zbliża do współczesnych *Psyllodea*. Z tego też względu większość autorów (Carpenter 1931, Davis 1942, Evans 1943, 1956, Heslop-Harrison 1951, 1952, Klimaszewski 1964, 1969) upatruje w nich bezpośrednich przodków współczesnych koliszków. Z taką interpretacją zgadza się w zasadzie także Hennig (1969), ale podkreśla on, że jego zdaniem nie można wykluczyć możliwości, że *Protopsyllidiidae* stanowiły wspólnych przodków koliszków i mączlików (*Psylliformes*). Zastrzeżenia Henniga nie wydają mi się uzasadnione. Ewolucja skrzydeł mączlików miała inny kierunek niż u koliszków i jak wynika z przebiegu trachei u współczesnych form (rys. 22) charakteryzowała się niezależnym od siebie przebiegiem żyłek M i Cu_1. Dlatego też *Protopsyllidiidae*, u których żyłka M i Cu_1 uległy już połączeniu (podobnie jak to ma miejsce u współczesnych koliszków) nie mogą być włączane do szeregu ewolucyjnego mączlików (*Aleyrododea*). Pogląd Henniga jest natomiast w tym sensie słuszny, że *Protopsyllidiidae* sensu Evans 1956 były grupą sztuczną i obejmowały zarówno przodków koliszków jak i mączlików.

Jaskrawie odmienne poglądy na stanowisko systematyczne prakoliszków reprezentuje jedynie Bekker-Migdisova (1960a, 1962). Zalicza ona tę grupę do „Infraordo *Coccaria*" i dopatruje się w niej bezpośrednich przodków czerwców

---

[1] Davis (1942: 119) podaje dla skrzydeł *Protopsyllidium sinuatum* następujące wymiary: okaz pierwszy — przednie skrzydło 2,0 mm, tylne 1,4 mm i okaz drugi odpowiednio 3,7 mm i 3,2 mm.

(*Coccodea*). Swoje poglądy uzasadnia ona (Bekker-Migdisova 1960a: 99–100) rzekomym podobieństwem nimfy prakoliszków do „puparium" i dorosłych form niektórych współczesnych czerwców oraz rzekomym podobieństwem w użyłkowaniu skrzydeł obu tych grup.

Wyłączmy z naszych rozważań nimfę, gdyż jej przynależność do prakoliszków, aczkolwiek prawdopodobna, bynajmniej nie może uchodzić za pewnik, a rozważmy rzekome zbieżności w użyłkowaniu skrzydeł prakoliszków i czerwców. Zdaniem Bekker-Migdisovej najbardziej charakterystyczne cechy użyłkowania skrzydeł współczesnych czerwców to obecność krótkiej żyłki subkostalnej w nasadowej części skrzydła oraz fakt, że żyłka sektoralna odchodzi od żyłki podstawowej blisko nasady skrzydła. Te same cechy charakteryzują według niej także i prakoliszki.

Przeciwko argumentacji Bekker-Migdisovej przemawiają takie fakty, jak ten, że u prakoliszków żyłka subkostalna zachowuje się jedynie wyjątkowo, a normą jest właśnie brak owej żyłki, a żyłka sektoralna odchodzi od żyłki podstawowej w bardzo różnej odległości od nasady skrzydła, co nie ma zresztą istotnego znaczenia, gdyż Bekker-Migdisova przecenia znaczenie tej banalnej przecież cechy. O wiele istotniejszy jest fakt, że wbrew poglądowi Bekker-Migdisovej w skrzydłach współczesnych czerwców niemożliwe jest w ogóle wyróżnienie żyłki sektoralnej (rys. 58–62), a z przebiegu trachei w skrzydle (rys. 63b) wynika wyraźnie, że żyłka ta zanikła u czerwców już na bardzo wczesnym etapie ewolucji ich skrzydeł. Jak widzimy argumenty Bekker-Migdisovej oparte są na bardzo powierzchownej znajomości użyłkowania współczesnych *Sternorrhyncha* i nie znajdują uzasadnienia w faktach. W rzeczywistości użyłkowanie czerwców nie wykazuje żadnych istotnych podobieństw do użyłkowania skrzydeł prakoliszków, a charakteryzująca skrzydła czerwców tendencja rozwojowa wyklucza nawet prakoliszki jako potencjalnych przodków czerwców. Z analizy przebiegu trachei w skrzydle współczesnych czerwców wynika wyraźnie, że w ewolucji czerwców nigdy nie miało miejsca zlanie się proksymalnych odcinków żyłek M i Cu_1, co tak wyraźnie charakteryzuje prakoliszki i współczesne koliszki. U czerwców żyłka kubitalna zachowuje się tylko u nielicznych gatunków (rys. 62) i biegnie wtedy niezależnie od żyłki medialnej i radialnej do nasady skrzydła; tracheja kubitalna (rys. 63B) wchodzi zawsze w skład dolnego pnia trachealnego a medialna w skład górnego, podczas gdy u prakoliszków, podobnie jak u współczesnych koliszków, obie tracheje (M i Cu_1) wchodzą zawsze w skład tego samego pnia. Z powyższych względów uważam hipotezę Bekker-Migdisovej za nieuzasadnioną, tym bardziej, że jak wykazałem to uprzednio, czerwce wyodrębniły się już w dolnym permie.

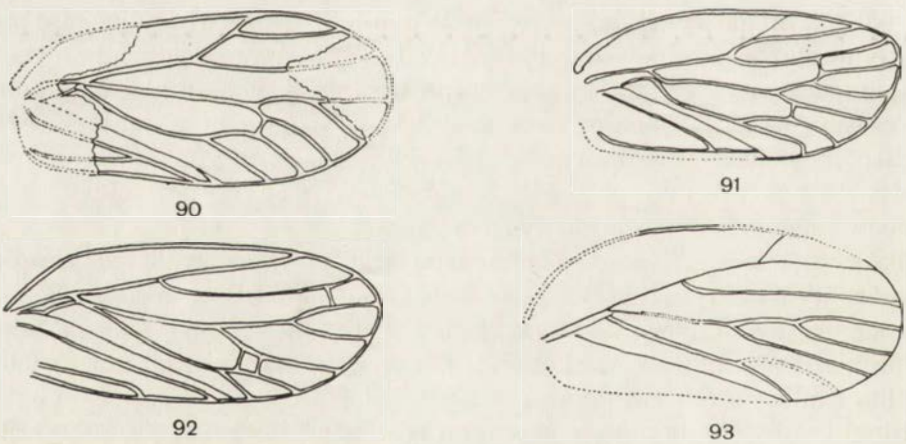
Wydaje mi się, że w świetle powyższej argumentacji, można z dużą dozą prawdopodobieństwa przyjąć, że *Protopsyllidiidae* były bezpośrednimi górnopermskimi przodkami *Psyllodea* lub, uwzględniając zastrzeżenia Klimaszewskiego (1969) zaliczyć je co najmniej do grupy rodowej *Psyllodea*. Ale zastrzeżenia Klimaszewskiego są dla mnie niezrozumiałe, tym bardziej, że nie widzę

absolutnie żadnego uzasadnionego argumentu, który uniemożliwiłby przyjęcie hipotezy Henniga (1969: 249), w myśl której współczesne koliszki i mezozoiczne prakoliszki wywodzą się od tych samych paleozoicznych przodków.

Nie wyjaśniona pozostaje nadal kwestia pochodzenia *Protopsyllidiidae*. Jak już wspomniałem, pewne cechy ich użyłkowania nawiązują wyraźnie do archescytynidów. Podobne cechy znajdujemy jednak u wszystkich permskich *Sternorrhyncha* z wyjątkiem czerwców i mszyc. Archescytynidy zachowały bowiem w użyłkowaniu skrzydeł cechy plezjomorficzne, które charakteryzowały prawdopodobnie także hipotetycznych przodków wszystkich *Sternorrhyncha*. Dlatego też uważam hipotezę, w myśl której prakoliszki wywodzą się od dolnopermskich archescytynidów za nieuzasadnioną. Istnieją natomiast wyraźne poszlaki, które wskazują na bliskie pokrewieństwo *Protopsyllidiidae* z dolnopermską rodziną *Cicadopsyllidae*.

4. *Cicadopsyllidae* Martynov, 1931

Do rodziny *Cicadopsyllidae* zaliczamy 6 gatunków, zgrupowanych w 4 rodzajach (*Cicadopsylla* Mart., *Scytoneura* Mart., *Scytoneurella* G. Zal. i *Cicadopsis* B.-M.). Ta niewielka grupa pluskwiaków żyła w dolnym i górnym



Rys. 90–93. Przednie skrzydła permskich *Cicadopsyllidae*: 90 — *Scytoneura vitripenna* B.-B. z dolnego permu Zagłębia Kuźnieckiego; 91 — *Scytoneura elliptica* Mart. z górnego permu Archangielska; 92 — *Cicadopsis rugosipenna* B.-M. z dolnego permu Zagłębia Kuźnieckiego; 93 — *Cicadopsylla permiana* Mart. z górnego permu rzeki Kamy (wszystkie wg Bekker-Migdisovej).

permie Azji i Europy Wschodniej. Były to formy niewielkie, o długości skrzydeł 6–13 mm. Przednie skrzydła (rys. 90–93) błoniaste, rzadziej słabo zesklerotyzowane, miały kształt podłużnie owalny, bez zwężenia u nasady. Brzeg skrzydła jest wyraźnie pogrubiony (występuje rzekoma żyłka brzeżna), a nasadowa

część brzegu kostalnego łukowato wysklepiona; również wszystkie żyłki są wyraźnie pogrubione. Pole kostalne szerokie i stosunkowo długie. Żyłki subkostalnej brak. Żyłka sektoralna odchodzi od żyłki radialnej mniej więcej w połowie długości skrzydła. Żyłka medialna prosta, dzieli się na trzy gałęzie dystalne (M_1, M_2 i M_{3+4}). Żyłka kubitalna w nasadowej części charakterystycznie wygięta, jej odgięty koniec proksymalny zlewa się z proksymalną częścią prostej żyłki postkubitalnej. Pole analne (clavus) stosunkowo wąskie, wydłużone; żyłki analne łączą się zazwyczaj (rys. 90, 91) swymi dystalnymi końcami i tworzą charakterystyczne widełki. Tylne skrzydła są tylko nieznacznie krótsze od przednich, różnią się od nich prostym brzegiem kostalnym, węższym polem kostalnym oraz podobnym jak u archescytynidów przebiegiem żyłek kubitalnej, postkubitalnej i analnych.

Kształtem skrzydła i jego użyłkowaniem *Cicadopsyllidae* nawiązują z jednej strony do archescytynidów, z drugiej do *Protopsyllidiidae*, a nawet do współczesnych koliszków. Takie ich cechy jak kształt skrzydeł i pola kostalnego, brak żyłki subkostalnej, pogrubienie żyłek, obecność rzekomej żyłki brzeżnej oraz charakterystyczne, łukowate wysklepienie nasady brzegu kostalnego skrzydła — czynią ich skrzydła łudząco podobne do skrzydeł współczesnych koliszków (porównaj rys. 5–9 i 90–93), od których różnią się wyłącznie cechami plezjomorficznymi: 3-gałęzistą żyłką medialną, obecnością dwóch żyłek analnych i swoistym, archescytynoidalnym typem wykształcenia żyłki kubitalnej. Ostatnia z wymienionych cech oraz cechy użyłkowania skrzydeł tylnych zbliżają *Cicadopsyllidae* wyraźnie z archescytynidami. Natomiast inne cechy, takie jak „widełkowatość" żyłek analnych i zaznaczająca się u niektórych form (rys. 92) tendencja do łączenia się żyłki medialnej z żyłką kubitalną, zbliża tę grupę do *Protopsyllidiidae*. *Cicadopsyllidae* stanowią więc typowe „ogniwo pośrednie" łączące archescytynidy z prakoliszkami. Z tego też względu uważam cechy, które nadają *Cicadopsyllidae* owe podobieństwo do koliszków, za rys ich swoistej specjalizacji, wykazującej konwergencję w stosunku do koliszków, a całą grupę *Cicadopsyllidae* za boczną i bezpotomnie wymarłą linię rozwojową tzw. grupy rodowej *Psylliformes*. Za taką interpretacją tych form przemawia, obok omówionego już użyłkowania skrzydeł, m.in. także i fakt równoczesnego ich występowania z archescytynidami i prakoliszkami.

Evans (1956) zalicza część omawianych tutaj form do *Archescytinidae*, a pozostałe do *Scytinopteridae* (*Auchenorrhyncha*), co wydaje mi się całkowicie nieuzasadnione. Niedostatecznie uzasadniona i wątpliwa jest także hipoteza Bekker-Migdisovej (1960a: 97–99), w myśl której *Cicadopsyllidae* dały początek współczesnym koliszkom i mączlikom. Niejasne jest natomiast stanowisko Klimaszewskiego (1964). Wprawdzie wypowiada się on przeciwko pokrewieństwu *Cicadopsyllidae* z *Psyllodea* (jego argumenty to wątpliwej natury „dowody" zoogeograficzne i luka w czasie, jaka istnieje jego zdaniem między okresem występowania permskich *Cicadopsyllidae*, a jurajskich *Psyllodea*), ale nie wypowiada się na temat innego ich zakwalifikowania.

5. Pozostałe rodziny permskich *Sternorrhyncha*

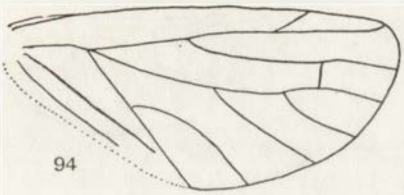
Pozostałe do omówienia permskie *Sternorrhyncha* należą do niewielkich rodzin o nie wyjaśnionej i dość wątpliwej pozycji systematycznej. Grupy te nie odegrały prawdopodobnie żadnej istotnej roli w historii rodowej *Sternorrhyncha* i stanowią boczne, ślepe linie rozwojowe psyloidalnej części permskich *Sternorrhyncha*. Świadczy o tym m.in. ich niewielka liczebność, niewielki areał zajmowany przez te grupy, krótki stosunkowo okres ich występowania i dość daleko posunięta, swoista specjalizacja. Grupy te przysparzają od dawna duże trudności interpretacyjne.

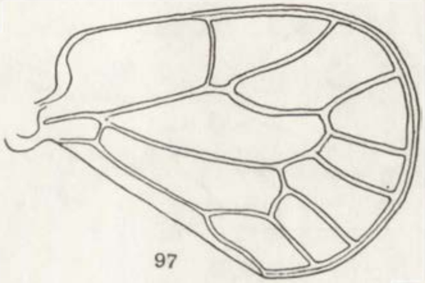
Rodzina *Coleoscytidae* Martynov, 1935 — jest stosunkowo najlepiej poznana. Bekker-Migdisova (1962) zalicza do niej 10 gatunków zgrupowanych w 3 rodzajach: *Coleoscyta* Mart., *Kaltanoscyta* B.-M. i *Sojanopsylla* B.-M. Gatunki te znane są wyłącznie z dolnego permu Azji i górnego permu Europy Wschodniej. Dzięki opracowaniom Bekker-Migdisovej (1960a, 1962) wiemy stosunkowo dużo o tych owadach i to zarówno o budowie ich skrzydeł, jak też i o budowie ciała i nóg. Grupa ta dzieli się wyraźnie na dwa typy, z których jeden, mniej wyspecjalizowany, odpowiada rodzajowi *Sojanopsylla* B.-M., a drugi, bardziej wyspecjalizowany, rodzajowi *Coleoscyta* B.-M. Rodzaj *Kaltanoscyta* B.-M. znany jest wyłącznie z drobnego fragmentu apikalnej części skrzydła i jego pozycja systematyczna jest niepewna. Przednie skrzydła (rys. 96, 97) tych pluskwiaków wykazują cechy daleko posuniętej specjalizacji typu pokryw: są silnie zesklerotyzowane (użyłkowanie zachowuje się wyraźnie tylko w ich nasadowej części), wyraźnie skrócone i poszerzone, a u nasady dość gwałtownie przewężone. Były to więc formy krótkoskrzydłe, prawdopodobnie pozbawione zdolności aktywnego lotu, a budowa ich nóg wskazuje na skaczący sposób poruszania się. Reprezentowały one więc podobny (konwergencja) typ specjalizacji, jak niektóre grupy współczesnych *Auchenorrhyncha*. Ich użyłkowanie charakteryzuje duża liczba żyłek poprzecznych i wtórnych dodatkowych rozwidleń niektórych żyłek (wszystko cechy pokryw!) oraz brak wyodrębnionej żyłki subkostalnej, która zlewa się z żyłką kostalną (paralelizm w stosunku do współczesnych koliszków) i wzmacnia przedni brzeg skrzydła. Dalsze cechy odchylone to wyraźne pogrubienie wszystkich żyłek, obecność żyłki brzeżnej typu cykadoidalnego itp. Jedyne plezjomorficzne cechy użyłkowania skrzydeł to archescytynoidalny typ wykształcenia żyłki kubitalnej w skrzydle przednim i taki sam charakter użyłkowania skrzydeł tylnych (rys. 98).

Martynov (1935) i Evans (1956) zaliczali *Coleoscytidae* do *Auchenorrhyncha*. Już Bekker-Migdisova (1960a, 1962), a za nią Klimaszewski (1964) wskazali na wyraźny sternorynchoidalny typ ich skrzydeł tylnych. Ich niewątpliwie sternorynchoidalny charakter potwierdza w sposób jednoznaczny także budowa stóp tych owadów, które są wyraźnie 2-członowe (Bekker-Migdisova 1960a: 38, rys. 12B). Jednakże stanowisko systematyczne tej grupy jest nadal niejasne. Pewne jest tylko to, że należą one do psyloidalnej

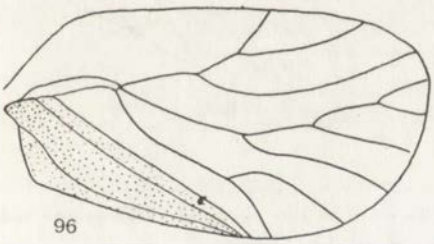
linii rozwojowej i być może, że są spokrewnione blisko z *Cicadopsyllidae*, czego dowodzi Bekker-Migdisova. Niepodobna jednak wykluczyć możliwości, że cechy zbliżające je do *Cicadopsyllidae* mają charakter konwergencji.

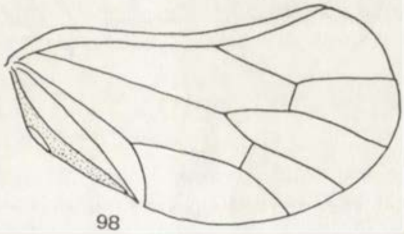
Rodzina *Pincombeidae* Tillyard, 1922 — obejmuje tylko 3 gatunki, opisane na podstawie dwóch skrzydeł przednich i jednego tylnego, zaliczane do 3 rodzajów i znane wyłącznie z górnego permu Australii. Sądząc po długości skrzydeł przednich (4–5 mm) były to owady drobne o błoniastych i hetero-


94


97


95


96


98

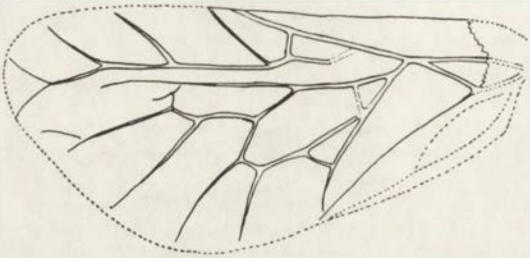
Rys. 94, 95. Przedstawiciele rodziny *Pincombeidae* z górnego permu Australii: 94 — przednie skrzydło *Pincombea miriabilis* Till. 95 — tylne skrzydło *Eopincombea postica* Davis (wg Evansa).

Rys. 96–98. Skrzydła permskich *Coleoscytidae*: 96 — przednie skrzydło *Sojanopsylla brevipennis* B.-M. z górnego permu Archangielska; 97 — przednie skrzydło *Coleoscyta occalata* B.-M, z górnego permu Archangielska; 98 — tylne skrzydło *Coleoscyta rotundata* Mart. z górnego permu Archangielska (wszystkie wg Bekker-Migdisovej).

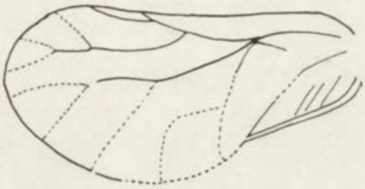
nomicznych skrzydłach (rys. 94, 95), podobne do prakoliszków. Użyłkowanie skrzydeł przednich tej grupy również przypomina stosunki panujące u *Protopsyllidiidae*. Jedyna cecha skrzydła przedniego, odróżniająca je od prakoliszków to charakterystyczny podział żyłki podstawowej ($R+M+Cu_1$) od razu na trzy niezależne żyłki, podobnie jak u współczesnych *Triozidae* (*Psyllodea*). Także skrzydła tylne charakteryzują się tym samym typem podziału żyłki

podstawowej, różnią się od prakoliszków także redukcją rozwidleń żyłki kubitalnej.

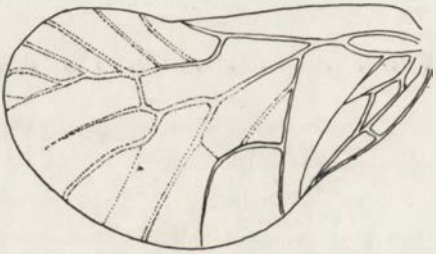
Evans (1943: 193) uważa, że *Pincombeidae* spokrewnione są bardzo blisko z *Protopsyllidiidae* i wątpi nawet w słuszność wyodrębniania ich w oddzielną rodzinę. Bekker-Migdisovą (1962) zalicza *Pincombeidae* do „Infraordo *Aphidaria*", podkreślając w ten sposób ich rzekome pokrewieństwo z mszycami. Poglądy Bekker-Migdisovej nie mają absolutnie żadnego uzasadnienia i są wynikiem zwykłego nieporozumienia. Jak wynika z zamieszczonego przez



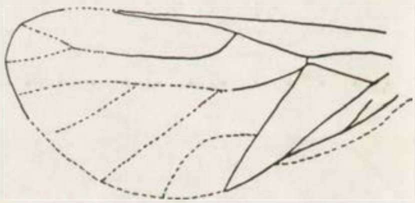
99



101



100



102

Rys. 99–102. Skrzydła permskich *Boreoscytidae*: 99 — przednie skrzydło *Boreoscyta miriabilis* B.-M. z górnego permu Archangielska; 100 — przednie (?) skrzydło *Boreoscyta nefasta* B.-B. z górnego permu Archangielska; 101 — przednie (?) skrzydło *Archescytinopsis flexuosa* B.-M. z górnego permu Archangielska; 102 — przednie (?) skrzydło *Archescytinopsis vitrea* B.-M. z górnego permu Archangielska (wszystkie wg Bekker-Migdisovej).

Bekker-Migdisovą (1962: 195, rys. 567) rysunku skrzydła *Pincombea miriabilis* Till. jest to reprodukcja oryginalnego rysunku Tillyarda (1922). Bekker-Migdisovą opiera więc swą interpretację użyłkowania *Pincombeidae* o pierwotny opis i rysunek *Pincombea miriabilis* Till. Tymczasem Evans (1956: 237), rewidując typ opisowy tego gatunku, stwierdził, że opis i rysunek Tillyarda przedstawiają błędnie szczegóły użyłkowania tej formy (brak Sc i bazalnego wygięcia Cu_1 oraz połączenia Cu_1 z Cu_2 oraz obecność rozwidlenia R). Zamieszczony przez Evansa (1956, rys. 25D) poprawiony rysunek skrzydła tej formy wyklucza możliwość pokrewieństwa jej z mszycami i potwierdza bliskość z *Protopsyllidiidae*.

Moim zdaniem *Pincombeidae* wywodzą się od tego samego przodka co *Protopsyllidiidae*, a różniące je cechy nie mają wartości cech rodzinowych, a najwyżej podrodzinowych lub nawet tylko cech rodzajowych.

Rodzina *Boreoscytidae* BEKKER-MIGDISOVA, 1949 — obejmuje formy o najbardziej wątpliwej pozycji systematycznej. BEKKER-MIGDISOVA (1949, 1962) zalicza do tej rodziny 6 górnopermskich form (rys. 99–102) z okolic Archangielska, które interpretuje jako skrzydła przednie, a *Boreoscytidae* uważa za najbliżej spokrewnione z *Archescytinidae* i twierdzi, że były to owady dwuskrzydłe, które utraciły tylne (bądź przednie) skrzydła. Pomimo, że BEKKER-MIGDISOVA poświęca udowodnieniu tych hipotez aż 5 stron druku, wydają mi się one mało prawdopodobne i wątpliwe, a ich słuszność może być udowodniona jedynie w przypadku znalezienia ciała owada wraz ze skrzydłami. Dotąd dostępne fakty nie dają nawet pewności czy skrzydła te w ogóle należą do pluskwiaków[1]. Nie można także wykluczyć możliwości, że w przypadku *Boreoscytidae* mamy do czynienia z tylnymi skrzydłami pluskwiaków niekoniecznie należących do *Sternorrhyncha* (np. *B. nefasta* B.-M., rys. 100), względnie, że wyłącznie skrzydła o typie przedstawionym na rys. 99, 100 są skrzydłami przednimi, a skrzydła przedstawione na rys. 101 i 102 skrzydłami tylnymi być może nawet tych samych form i wyróżnianie dwóch rodzajów jest nieuzasadnione. Wydaje mi się, że w świetle dotychczasowych danych niepodobna jednoznacznie zinterpretować omawianych tu form i że bez uzyskania dodatkowych danych próby takie z góry skazane są na fiasko. To co wydaje się nie ulegać wątpliwości to fakt, że grupa ta nie ma prawie żadnego znaczenia dla filogenezy *Sternorrhyncha* i była, aczkolwiek bardzo interesująca, to jednak marginesową i ślepą linią rozwojową głównej linii psyloidalnej.

*
* *

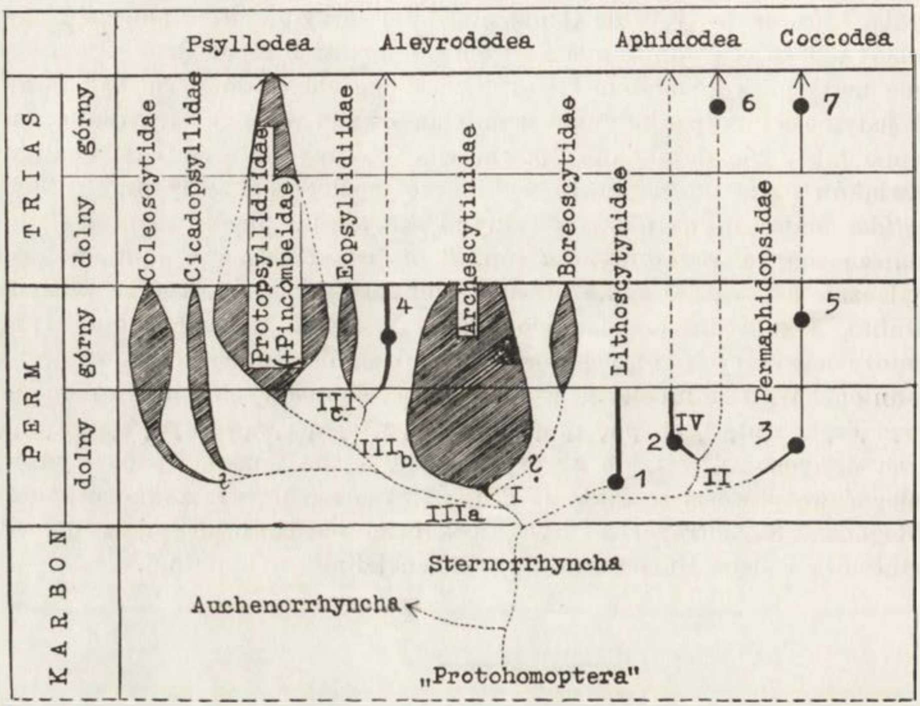
Analiza użyłkowania skrzydeł współczesnych grup *Sternorrhyncha* przeprowadzona nie w aspekcie statycznym lecz rozwojowym, pozwoliła mi na wykrycie wielu swoistych tendencji rozwojowych (autapomorfizmów) charakteryzujących poszczególne grupy i ujawniła fakt nierównomiernego i u poszczególnych grup różnego tempa ewolucji użyłkowania skrzydeł, a także jej różnokierunkowość i dość swoisty dla każdej grupy charakter. Uzyskane

---

[1] Zdaniem większości paleoentomologów pluskwiaki charakteryzują się prostą, nie rozwidloną żyłką sektoralną w skrzydle przednim i ich zdaniem cecha ta ma charakter autapomorfizmu pluskwiaków, który różni je od *Psocodea*. Okazało się jednak, że pogląd ten nie jest ścisły i wymaga rewizji, gdyż dolnopermskie *Archescytinidae* zachowały jeszcze (ale tylko w skrzydle tylnym!) rozwidloną Rs. Ale nawet rygorystyczne traktowanie tej cechy nie wyklucza możliwości wtórnego pojawienia sie rozwidleń Rs w skrzydle przednim pluskwiaków, zwłaszcza u form, u których skrzydła te ulegają zesklerotyzowaniu i pełnią funkcję pokryw. Gwoli ścisłości podkreślić należy, że pewne cechy skrzydeł rodzaju *Boreoscyta* wskazują dość wyraźnie na ich „pokrywowy" charakter.

dzięki tej analizie wyniki dały mi podstawę do rewizji i nowej interpretacji permskich *Sternorrhyncha*, które zachowały się prawie wyłącznie w postaci skrzydeł lub ich fragmentów.

W wyniku tej rewizji, prócz sprostowania wielu błędnych a szeroko rozpowszechnionych poglądów na pozycję systematyczną poszczególnych form, wykazałem niejednorodność wielu grup i wskazałem na grupy co do których istnieje stosunkowo duża pewność, że od nich wywodzą się współczesne grupy



Rys. 103. Stosunki pokrewieństwa w obrębie permsko-triasowych *Sternorrhyncha* (1 — *Lithoscytina* CARP., 2 — *Kaltanaphis* B.-M., 3 — *Tshekardaella* B.-M., 4 — *Permaleurodes* B.-M. 5 — *Permaphidopsis* B.-M., 6 — *Triassoaphis* EVANS, 7 — *Mesococcus* B.-M.; I — powstanie stosunku *Psylliformes-Aphidiformes*, II — powstanie podziału *Aphidodea-Coccodea*, III — powstanie najstarszych stosunków grup siostrzanych w obrębie *Psylliformes*: IIIa — *Archescytinaria* — *Psyllaria*, IIIb — *Cicadopsyllidea* — *Psyllodea* + *Aleyrodea*, IIIc — *Psyllodea* — *Aleyrododea*; IV — podział na *Phylloxeroidea* i *Aphidoidea*.

Sternorrhyncha. Jednym z najważniejszych wyników tej rewizji jest, moim zdaniem, wykazanie, że istniejący współcześnie stosunek grup siostrzanych między *Psyllidiformes* i *Aphidiformes* sięga swymi początkami aż po dolny perm. Właśnie w permie zapoczątkowana została wielka radiacja pierwotnych *Sternorrhyncha*, która związana była prawdopodobnie z pojawieniem się wolnych nisz ekologicznych w postaci nowych roślin żywicielskich (miłorzębowate, iglaste, sagowce, bennetyty). Już w dolnym permie pierwotne *Sternorrhyncha*, które

można by określić jako „*Protosternorrhyncha*" uległy zróżnicowaniu na dwie główne linie rozwojowe, z których jedna zachowała plezjomorficzny, „archescytynoidalny" typ użyłkowania skrzydeł przednich, a druga — typ odchylony, „litoscytinoidalny". Dalsza ewolucja obu tych grup miała różny charakter, przejawiający się m.in. w różnym tempie procesów różnicowania. Podczas gdy grupa odchylona, którą można by nazwać afidoidalną linią rozwojową, uległa jeszcze na początku dolnego permu szybkiemu zróżnicowaniu na linię rozwojową czerwców i mszyc — a ta ostatnia nawet na jeszcze bardziej podporządkowane linie rozwojowe, od których wzięły początek współczesne nadrodziny mszyc — i nie dała prawie żadnych bocznych, ślepych odgałęzień, to grupa plezjomorficzna, którą nazwać możemy psylidoidalną linią rozwojową charakteryzowała się bardzo powolną ewolucją, obfitującą w dużą liczbę bocznych linii rozwojowych, które stanowiły ślepe uliczki i wymarły bezpotomnie na przełomie permu i triasu. Zróżnicowanie grupy psylidoidalnej na linie rozwojowe prowadzące do współczesnych koliszków i mączlików nastąpiło dopiero pod koniec dolnego permu. Również i te linie rozwojowe zachowały tendencje do dywergentnego rozwoju, dając szereg mniejszych, ślepych odgałęzień. Historię rozwoju *Sternorrhyncha* w permie i triasie oraz łączące je wzajemnie stosunki pokrewieństwa przedstawiłem graficznie na rys. 103. Liczbami rzymskimi zaznaczyłem główne etapy historii rodowej *Sternorrhyncha* odpowiadające momentom powstania głównych i najdawniejszych stosunków grup siostrzanych. Linia ciągła oznacza istnienie kopalnych danych, linia przerywana brak danych. Grubość linii ciągłej wyraża stosunek liczebności poszczególnych grup w różnych okresach. Strzałki wskazują na grupy, które dały początek grupom współczesnym.

Instytut Zoologiczny PAN
Warszawa, ul. Wilcza 64

PIŚMIENNICTWO

AFIFI S. A. 1968. Morphology and taxonomy of the adult males of the families *Pseudococcidae* and *Eriococcidae* (*Homoptera*: *Coccoidea*). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.), London, Suppl. 13, 210 pp., 52 ff.

BALACHOWSKY A. 1942. Essai sur la classification des Cochenilles. Ann. Ecole nat. d'Agr. Grigon (3), Paris, **3**: 34–48.

BEARDSLEY J. W. 1969. A new fossil scale insect (*Homoptera*: *Coccoidea*) from Canadian amber. Psyche, Lexington **76**: 270–279, 8 ff.

BEKKER-MIGDISOVA E. E. 1948. Očerki po sravnitel'noj morfologii sovremennyh i permskih *Homoptera*. Čast' 2. Izv. AN SSR (Ser. biol.), Moskva, **1**: 123–142.

BEKKER-MIGDISOVA E. E. 1949. Novoe permskoe semejstvo *Boreoscytidae* i vopros o filogenii predkov *Homoptera*. Trudy paleontol. Inst., Moskva, **20**: 171–182, 7 ff.

BEKKER-MIGDISOVA E. E. 1960a. Nekotorye novye predstaviteli gruppy sternorinh iz permi i mezozoja SSSR. Materialy k Osnovam paleontologii, Moskva, **3**: 104–116, 10 ff.

Bekker-Migdisova E. E. 1960b. Novye permskie ravnokrylye evropejskoj časti SSSR. Trudy paleontol. Inst., Moskva, **76**: 1–112, 49 ff.

Bekker-Migdisova E. E. 1961. Die *Archescytinidae* als vermutliche Vorfahren der Blattläuse. Verh. XI. internat. Kongr. Ent. (1960), Wien, 1: 298–301, 2 ff.

Bekker-Migdisova E. E. 1962. Otrjad *Homoptera*. Ravnokrylye. w: Rodendorf B. B. Osnovy paleontologii. Moskva, 9: 162–208.

Borschenius N. S. 1949. Podotr. červecy i ščitovki (*Coccoidea*), Semejstvo mučnistye červecy (*Pseudococcidae*). Fauna SSSR (N. S. 38), Moskva-Leningrad, 7: 382 pp., 378 ff.

Borschenius N. S. 1958. On the evolution and phylogenetic interrelations of *Coccidea* (*Insecta, Homoptera*). Zool. Žurn., Moskva, **37**: 765–780.

Börner C. 1910. Die Flügeladerung der *Aphidina* und *Psyllina*. Zool. Anz., Leipzig, **36**: 16–24, 8 ff.

Buckton G. B. 1876-1883. Monograph of the British Aphides. London. I–IV.

Buščik T. N. 1958. K sravnitel'noj morfologii samcov ščitovok (*Homoptera, Coccoidea, Diaspididae*). Trudy vsesoj. ent. Obšč., Moskva-Leningrad, **46**: 162–269, 51 ff.

Carpenter F. M. 1931. The lower Permian insects of Kansas. 4. Amer. J. Sci. (5), New Haven, **22**: 113–130.

Carpenter F. M. 1933. The lower Permian insects of Kansas. 6. Proc. amer. Acad. Arts Sci., Boston, **68**: 411–503, 29 ff.

Carpenter F. M. 1939. The lower Permian insects of Kansas. 8. Proc. amer. Acad. Arts Sci., Boston, **73**: 29–70, 27 ff.

Davis C. 1942. *Hemiptera* and *Copegnatha* from the upper Permian of New South Wales. Proc. Linn. Soc. NSW., Sydney, **67**: 111–122, 24 ff.

Evans J. W. 1943. Upper Permian *Homoptera* from New South Wales. Rec. Austr. Mus., Sydney, **21**: 180–198, 64 ff.

Evans J. W. 1948. Some observations on the classification of the *Membracidae* and the ancestry, phylogeny and distribution of the *Jassoidea*. Trans. Roy. ent. Soc. Lond., London, **99**: 497–575.

Evans J. W. 1956. Paleozoic and Mesozoic *Hemiptera* (*Insecta*). Austr. J. Zool., Melbourne, **4**: 165–258, 32 ff.

Evans J. W. 1958. New upper Permian *Homoptera* from the Belmont Beds (*Homoptera*: *Insecta*). Rec. Austr. Mus., Sydney, **24**: 109–114, 5 ff.

Evans J. W. 1963. The phylogeny of the *Homoptera*. Ann. Rev. Ent., Palo Alto, **8**: 77–94, 1 f.

Fudalewicz-Niemczyk W. 1958. Analiza użyłkowania skrzydeł na tle ich unerwienia u *Stauroderus biguttulatus* (L.) i *Tettigonia cantans* (Fuessl.) *Saltatoria*, Latreille) oraz *Phyllodromia germanica* (L.) (*Dictyoptera*, Leach). Pol. Pismo ent., Wrocław, **28**: 59–89, 11 ff.

Ghauri M. S. K. 1962. The morphology and taxonomy of male scale insects (*Homoptera*: *Coccoidea*). London. 221 pp., 35 ff.

Giliomee J. H. 1967. Morphology and taxonomy of adult males of the family *Coccidae* (*Homoptera*: *Coccoidea*). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.), London, Suppl. 7, 168 pp., 43 ff.

Haupt H. 1944. Die Beziehungen der permo-carbonischen zur rezenten Insektenwelt und die sich daraus ergebenden Lehren. Nova Acta, Abh. Leop. Carol. Akad. Naturforsch. (N.F.), Halle, **13**: 463–472.

Heie O. E. 1967. Studies on fossil aphids (*Homoptera*: *Aphidoidea*). Spolia zool. Mus. haun., Copenhagen, **26**: 1–274, 87 ff.

Hennig W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin. 370 pp., 58 ff.

Hennig W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana. 263 pp.

Hennig W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insecten. Frankfurt a. M. 436 pp., 143 ff.

HESLOP-HARRISON G. 1951–1952a. Preliminary notes on the ancestry, family relations, evolution and speciation of the Homopterous *Psyllidae*. Ann. Mag. nat. Hist. (12), London, **4**: 687–696; **5**: 679–696.

HESLOP-HARRISON G. 1952b. The probable origin, phylogeny, and evolution of the class *Insecta*, with special reference to the classification of *Hemiptera-Homoptera* (*Psyllidae*). Proc. Leeds phil. lit. Soc. (Sci. Sect.), Leeds, **6**: 54–58.

HESLOP-HARRISON G. 1955. The venation of the Homopterous tegmen. Part II. The general characters of the venation of the *Homoptera*. Proc. Univ. Durham Phil. Soc., Durham, **12**: 102–127.

HESLOP-HARRISON G. 1956–1957. The age and origin of the *Hemiptera* with special reference to the suborder *Homoptera*. Proc. Univ. Durham Phil. Soc., Durham, **12**: 150–169; **13**: 41–53.

JANCKE G. D. 1955. Zur Morphologie der männlichen Cocciden. Z. angew. Ent., Berlin-Hamburg, **37**: 265–314, 31 ff.

KLIMASZEWSKI S. M. 1964. Studia nad układem systematycznym podrzędu *Psyllodea*. Ann. zool., Warszawa, **22**: 81–138, 51 ff.

KLIMASZEWSKI S. M. 1969. Koliszki – *Psyllodea*. w: Klucze do oznaczania owadów Polski. Warszawa. XVII, 3, 89 pp., 298 ff.

LOGINOVA M. M. 1964. Podotrjad *Psyllinea* – Psillidy, ili listobloški. w: BEJ-BIENKO G. J. Opredelitel′ nasekomyh evropejskoj časti SSSR. Moskva-Leningrad, 1: 437-482.

MARTYNOV A. V. 1926. Jurskie iskopaemye iz Turkestana. 6. *Hemiptera* i *Psocoptera*. Izv. AN SSSR, (mat. i estestv.), Leningrad, **1926**: 1349–1366.

MARTYNOV A. V. 1933. O permskom semejstve *Archescytinidae* (*Homoptera*) i ih otnošenijah. Izv. AN SSSR (mat. i estestv.), Leningrad, **1933**: 883–894.

MARTYNOV A. V. 1935. Permskie iskopaemye nasekomye iz Arhangel′skogo kraja. 5. *Homoptera*. Trudy paleontol. Inst., Moskva, **4**: 1–35.

MORDVILKO A. K. 1895. K faune i anatomii Privisljanskogo Kraja. Rab. Lab. zool. Kab. Varš. Univ., Warszawa, **1895**: 113–274.

MORDVILKO A. K. 1914. Fauna Rossii i sopredelnyh stran. I(1), Petrograd, pp. I–CLXIV+ +1–236, 93 ff.

MORDVILKO A. K. 1934. On the evolution of Aphids. Archiv Naturgesch., Leipzig, (N.F.), **3**: 1–60, 38 ff.

MUIR F. 1930. Notes on certain controversial points of morphology of the abdomen and genitalia of *Psyllidae*. Ann. Mag. nat. Hist., London, (10), **5**: 545–552.

PATCH E. M. 1909. Homologies of the wing veins of the *Aphididae*, *Psyllidae*, *Aleurodidae*, and *Coccidae*. Ann. ent. Soc. Am., Columbus, **2**: 101–129, 46 ff.

PESSON P. 1951. Homoptères; w: Grassé P. P. Traité de Zoologie. Paris. 10. pp. 1391–1656.

RICHARDS W. R. 1966. Systematics of fossil aphids from Canadian amber (*Homoptera*: *Aphididae*). Canad. Ent., Ottawa, **98**: 746–760, 32 ff.

SAMPSON W. W. 1943. A generic synopsis of the hemipterous superfamily *Aleyrodoidea*. Ent. Am., Lancaster, (N.S.), **23**: 173–223.

SCHLEE D. 1969a. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Sternorrhyncha* aufgrund synapomorpher Merkmale. Stuttg. Beitr. Naturk., Stuttgart, **199**: 1–19, 26 ff.

SCHLEE D. 1969b. Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der *Coleorrhyncha* (*Insecta*, *Hemiptera*). Stuttg. Beitr. Naturk., Stuttgart, **210**: 1–27, 4 ff.

SCHLEE D. 1969c. Der Flügel von *Sphaeraspis* (*Coccina*), prinzipiell identisch mit *Aphidina*-Flügeln. Stuttg. Beitr. Naturk., Stuttgart, **211**: 1–11, 3 ff.

SINGH-PRUTHI H. 1925. The development of the male genitalia in the *Homoptera* with preliminary notes on the nature of those organs in other insects. Quart. J. micr. Sci., London, **69**: 59–69.

SPOONER C. S. 1938. The phylogeny of the *Hemiptera*. Univ. Illinois Bull., Urbana, **35**: 1–102, 398 ff.

TAYLOR L. H. 1918. Thoracic sclerites of *Hemiptera* and *Homoptera* with notes on the relationships indicated. Ann. ent. Soc. Am. Columbus, **11**: 225–249.

THERON J. G. 1958. Comparative studies on the morphology of male scale insects (*Homoptera*: *Coccoidea*). Ann. Univ. Stellb. (A), Stellenbosch, **34**: 1–71, 24 ff.

TILLYARD R. J. 1922. Mesozoic insects of Queensland. 9. Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney, **47**: 447–470.

TILLYARD R. J. 1926. Upper Permian insects of New South Wales. Part I. Introduction and the order *Hemiptera*. Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney, **51**: 1–30, 27 ff.

VONDRAČEK K. 1957. Mery – *Psylloidea*; w: Fauna ČSR. 9. Praha. 431 pp.

РЕЗЮМЕ

[Заглавие: Автапоморфические признаки в строении крыльев *Sternorrhyncha* (*Hemiptera*) и их значение для оценки палеозойских представителей этой группы хоботных]

Настоящая работа является попыткой применения методики так называемой филогенетической систематики к исследованиям над филогенезом *Sternorrhyncha*. Исследования касались исключительно слабо изученной морфологии крыльев этой группы. Полученные в результате исследований новые данные о направлениях эволюции крыльев у этих насекомых позволили на произведение ревизии палеозойских *Sternorrhyncha*.

В I части (введение) заключается краткое описание терминологии и методики исследований по филогенетической систематике. Во II части автор рассматривает существующие до настоящего времени взгляды относительно филогенеза хоботных, особенно из подотряда *Sternorrhyncha*, исправляя некоторые неточности, имеющиеся во взглядах Хеннига на синапоморфизм этих хоботных. В III части изложены результаты исследований над морфологией крыльев современных представителей *Sternorrhyncha*, которые представлены в виде так называемой схемы синапоморфизмов (рис. 64), являющейся своего рода модификацией генеалогического дерева иллюстрирующего родственные отношения и одновременно их мотивировку. В IV части рассматриваются результаты ревизии палеозойских представителей *Sternorrhyncha* и взгляды автора на родственные отношения в пределах пермско-триасовых *Sternorrhyncha* (рис. 103).

ZUSAMMENFASSUNG

[Titel: Autapomorphe Flügelmerkmale bei den rezenten Teilgruppen der *Sternorrhyncha* und ihre Bedeutung für die Beurteilung der paleozoischen Vertreter dieser Gruppe der *Hemiptera*]

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der bisher sehr vernachlässigten Flügelmorphologie der rezenten *Sternorrhyncha* und einer, aufgrund der in

dieser Arbeit gewonnenen Ergebnissen, neuen Deutung der paleozoischen Vertreter dieser Hemipterengruppe.

Im Kapitel I (Einleitung) wird u. a. kurz die Terminologie und Methodik der phylogenetischen Systematik erläutet.

Im Kapitel II werden die bisherigen Ansichten über die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der *Hemiptera* mit besonderer Berücksichtigung der Sternorrhyncha besprochen sowie die von Hennig (1969) als Nachweis der Monophylie der *Sternorrhyncha* angegebenen Synapomorphien auf ihre Richtigkeit geprüft. Es wurde festgestellt, dass die von Hennig angegebenen Flügelmerkmale nicht alle Gruppen von *Sternorrhyncha* charakterisieren, sie dürfen deshalb nicht für den Nachweis der Monophylie dieser Gruppe herangezogen werden. Auch die Reduktion des 3. Tarsengliedes kann nicht als Synapomorphie der *Sternorrhyncha* gewertet werden, denn es lässt sich anhand von Fossilien feststellen, dass die Verringerung der Tarsengliederzahl bei den *Sternorrhyncha* konvergent entstanden ist.

Kapitel III enthält die Resultate der Untersuchung der Flügelmorphologie bei den verschiedenen monophyletischen Teilgruppen der rezenten *Sternorrhyncha*. Durch den Vergleich des Geäders mit den Tracheen in den Flügeln von frisch gehäuteten Imagines und jenen in den Flügelansätzen der Nymphen konnten Daten über die Entwicklungsrichtungen des Flügelgeäders bei den verschiedenen Teilgruppen gewonnen werden; sie ermöglichen ein besseres Charakteristikum der Flügel dieser Gruppen und weisen sehr deutlich die Existenz von zwei verschiedenen Entwicklungstendenzen in der Evolution des *Sternorrhyncha*-Flügels nach. Eine von diesen Tendenzen charakterisiert die *Psylliformes* (*Psyllodea* + *Aleyrododea*), die andere — die *Aphidiformes* (*Aphidodea* + *Coccodea*). Ausser diesen Hauptentwicklungstendenzen konnten auch weniger stark, jedoch deutlich ausgeprägte Entwicklungslinien festgestellt werden, die als Autapomorphien der einzelnen Teilgruppen (*Psyllodea*, *Aleyrododea*, *Aphidodea* und *Coccodea*) gewertet werden können. Besonders wertvolle Hinweise lieferte die Untersuchung des Tracheenverlaufes im Flügel und im Flügelansatz. Der Tracheenverlauf in den Flügelansätzen, in den Flügeln selbst und die Aderung des Flügels stellen drei verschiedene Etappen der Evolution des Flügelgeäders dar: der Tracheenverlauf in den Flügelansätzen charakterisiert die frühere Ausgangsetappe, der Tracheenverlauf in den Flügeln die mehr vorgeschrittene und die Flügeladerung die Endetappe dieser Entwicklungsreihe. Die verschieden stark ausgeprägten Unterschiede zwischen diesen Evolutionsetappen lassen auch Schlüsse über das Tempo dieses Vorganges sowie Aussagen über die Flügelmorphologie bei den hypothetischen Ausgangsformen zu. Die Resultate dieser Untersuchungen werden in Art eines Synapomorphieschema (Abb. 64) dargestellt. Wie aus dieser Darstellung der Flügelmerkmale der *Sternorrhyncha* ersichtlich ist, beobachten wir eine mosaikartige Verteilung der plesio- und apomorphen Merkmale auf die beiden Hauptgruppen. Nach dieser Heterobathmie der Merkmale urteilend,

kann zwischen diesen Gruppen nur ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden. Auf diese Weise findet die von Schlee (1969b, 1969c) anhand von vielen Synapomorphien begründete Monophylie der *Psylliformes* und *Aphidiformes* auch in der Flügelmorphologie dieser Gruppen eine Stütze.

Im Kapitel IV wird eine, auf den neu gewonnenen Autapomorphien und Daten über die Entwicklungstendenzen der Flügelevolution bei den einzelnen Teilgruppen der rezenten *Sternorrhyncha* begründete Deutung der paleozoischen *Sternorrhyncha* versucht und die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der permo-triasischen Vertreter der *Sternorrhyncha* dargestellt (Abb. 103):

1. *Lithoscytina cubitalis*, die letztens als ein Hinterflügel einer *Archescytinidae* aufgefasst wurde, wird wieder in die eigene, von Carpenter aufgestellte Familie *Lithoscytinidae* gestellt. Abgesehen davon ob wir dieses Fossil als Vorder- oder auch als Hinterflügel betrachten, gehört sie nach ihren Merkmalen nicht zu den Archescytiniden sondern eindeutig zur Entwicklungslinie die zu den *Aphidiformes* führt.

2. Es wird die Auffassung vertreten, dass die *Archescytinidae* zur *Sternorrhyncha* gehören und einen früheren Seitenzweig der zu den *Psylliformes* führenden Entwicklungslinie darstellen, der viele plesiomorphe Merkmale der hypothetischen Stammgruppe der *Sternorrhyncha* noch beibehalten hat. Es werden auch Gründe angegeben weshalb die verschiedenen anderen Hypothesen (*Archescytinidae* als Vorfahren aller Homopteren, aller *Sternorrhyncha*, Vorfahren der *Aphidodea* oder einer Teilgruppe der *Auchenorrhyncha*) als unzutreffend zu bezeichnen sind.

3. Zwischen den Archescytiniden aus dem unteren und dem oberen Perm wurden recht erhebliche Unterschiede in der Ausbildung der Subcosta und anderen Merkmalen festgestellt. Deshalb wird die Unterbringung von Formen aus dem unteren und den oberen Perm innerhalb einer und derselben Gattung, wie das z.B. bei Bekker-Migdisova der Fall ist, als unberechtig angesehen.

4. In der Ausbildung der Subcosta bei den oberpermischen Archescytiniden und den rezenten *Aphidodea* besteht eine deutliche Übereinstimmung, die früher mehrmals (Martynov 1933, Mordvilko 1934, Bekker-Migdisova 1961) den Anlass gab diese beiden Gruppen als miteinander nahe verwandt anzusehen. Diese Übereinstimmung ist aber ein typischer Beispiel einer Konvergenz (die Verschmelzung der Sc mit R ist bei jeder Gruppe auf einer anderen Weise entstanden) und die beiden Gruppen gehören zwei verschiedenen Entwicklungslinien an.

5. Die Familie *Permaphidopsidae*, allgemein als *Aphidodea* gedeutet, enthält, wie Hennig (1969) und Schlee (1969c) richtig erkannt haben, sowohl die Vorfahren der *Aphidodea*, wie auch der *Coccodea*; sie kann aber nicht als Stammgruppe der *Aphidiformes* angesehen werden und wird deshalb nicht als monophyletisch aufgefasst.

6. *Kaltanaphis permiensis* gehört nach den Flügelmerkmalen eindeutig

zur *Aphidodea*. Sie kann, der Auffassung von SCHLEE (1969c: 9) zuwider, weder zur *Coccodea* noch zur Stammgruppe der *Aphidiformes* gerechnet werden und wurde einer neuen Familie *Kaltanaphididae* zugerechnet.

7. Das Flügelgeäder von *Kaltanaphididae* weist einige abgeleitete Merkmale auf, die eine Ableitung aller rezenten *Aphidodea* von dieser Form unmöglich machen. Deshalb muss angenommen werden, dass die *Aphidodea* im unteren Perm schon wenigstens in zwei Gruppen differenziert waren und dass das älteste Schwestergruppenverhältnis innerhalb der *Aphidodea* sehr alt ist.

8. *Tshekardaella tshekardaensis* kann, der Ansicht von HENNIG zuwider, nicht zur *Archescytinidae* gerechnet werden. Einige Merkmale der Flügeladerung bei dieser Form weisen eindeutlich auf die Verwandtschaft mit *Aphidiformes* hin.

9. *Permaphidopsis sojanensis* gehört nach den Flügelmerkmalen nicht zur *Aphidodea*, wie allgemein angenommen wurde, sondern zur *Coccodea* bzw. zur Stammgruppe der *Coccodea*.

10. Die *Protopsyllidiidae* sensu EVANS, 1956 stellen eine polyphyletische Gruppe dar. Solche Fossilien, wie *Archipsylla*, *Liadopsylla*, *Tripsyllidium* und *Eopsyllidium* gehören nicht dieser Familie an.

11. Für *Eopsyllidium* und *Tripsyllidium* wird eine neue Familie *Eopsyllidiidae* aufgestellt. Die Flügelmerkmale dieser Familie stellen sie in die unmittelbare Nähe der *Aleyrododea*. Es sind jedoch wichtige Gründe die es nicht zulassen die *Eopsyllidiidae* als Vorfahren der rezenten *Aleyrododea* anzusehen.

12. Die übrigen *Protopsyllidiidae* stellen eine monophyletische und wenig differenzierte Gruppe dar. Die Aufstellung einiger der vielen Gattungen dieser Familie wird als unberechtigt angesehen. Es wird die Auffassung geäussert, dass die *Protopsyllidiidae* die Vorfahren der rezenten *Psyllodea* sind. Es werden auch Gründe angeführt warum die Ansichten von HENNIG (*Protopsyllidiidae* als Vorfahren der *Psylliformes*) und jene von BEKKER-MIGDISOVA (*Protopsyllidiidae* als Vorfahren der *Coccodea*) unzutreffend sind.

13. Die *Cicadopsyllidae*, die viele Übereinstimmungen mit den *Psyllodea* aufweisen, werden als ein ausgestorbener Seitenzweig der Stammgruppe *Psylliformes* und die Ähnlichkeit zwischen ihnen und den *Psyllodea* als Konvergenz aufgefasst.

14. Die Familie der *Pincombeidae* weist viele gemeinsame Züge mit den Protopsyllidiiden auf, die auf eine nahe Verwandtschaft hinweisen. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Gruppen sind sehr gering und man kann ihnen keinen grossen systematischen Rang beimessen.

15. Die übrigen permischen Familien der *Sternorrhyncha* sind als blind endete Seitenzweige der Entwicklungslinie der *Psylliformes* anzusehen. Für die Stammesgeschichte der *Sternorrhyncha* haben sie kaum eine Bedeutung.

Redaktor pracy — dr W. Bazyluk

Państwowe Wydawnictwo Naukowe — Warszawa 1971
Nakład 1200+90 egz. Ark. wyd. 5,5; druk. 4,25. Papier druk. sat. kl. III 80 g. B1. Cena zł 18.—
Nr zam. 775/71—K-8—Wrocławska Drukarnia Naukowa

ERRATA

Str. 63 (49), wiersze 12-15 od góry, powinno być:

nowienie dla niego nowej jednostki taksonomicznej rangi rodziny, dla której proponuję nazwę *Kaltanaphididae* fam. nov. Rodzaj *Permaphidopsis* B.-M. należy natomiast, wbrew dotychczasowym poglądom, nie do mszyc, lecz do *Coccodea*. Pozycja systematyczna rodzaju *Tshekardaella* B.-M. pozostaje